Beiträge zur Kenntnis des Ichthyophthirius multifiliis Fouquet.

Inaugural-Dissertation

zur

Erlangung der Doktorwürde

vorgelegt der

hohen philosophischen Fakultät
II. Sektion

der

Kgl. Ludwig-Maximilians-Universität München

von

Alfred L. Buschkiel
aus Berlin.

München.
1910.

Beiträge zur Kenntnis des Ichthyophthirius multifiliis Fouquet.

Inaugural-Dissertation

zur

Erlangung der Doktorwürde

vorgelegt der

hohen philosophischen Fakultät
II. Sektion

der

Kgl. Ludwig-Maximilians-Universität München

von

Alfred L. Buschkiel
aus Berlin.

München.
1910.

Abdruck
aus
Archiv für Protistenkunde. Bd. XXI. Heft 1. 1910.
Herausgegeben von Dr. M. Hartmann und Dr. S. v. Prowazek.
Verlag von Gustav Fischer, Jena.

Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten.

Einleitung.

Als im Frühjahr 1909 in einigen meiner Aquarien *Ichthyophthirius multifiliis* Fouquet in großen Mengen auftrat, folgte ich einer Aufforderung des Herrn Prof. Dr. R. Hertwig und begann den noch nicht ganz einwandfrei dargestellten Entwicklungscyclus dieses Infusors einer neuen Untersuchung zu unterziehen.

Für diese Anregung und die vielseitige Unterstützung, die mir während der Arbeit zuteil wurde, sage ich Herrn Prof. Dr. Hertwig herzlich Dank.

Wesentlich gefördert wurden meine Untersuchungen durch die freundliche Hilfe des Herrn Prof. Dr. Goldschmidt. Ihm sowie dem stets hilfsbereiten Herrn Dr. Jörgensen, dem zweiten Assistenten des Instituts, bin ich sehr verbunden.

Für die Beschaffung eines Teiles meines Materials danke ich Herrn Küsthard, Inspektor an der zoologischen Sammlung des Staates in München, und Herrn Riedel, dem Vorsitzenden des Vereins für Aquarien- und Terrarienkunde „Wasserstern“ in Augsburg.

Historisches.

Über die älteren Arbeiten werde ich mich sehr kurz fassen, da Neresheimer (1908) eine ausführliche Literaturbesprechung gebracht hat. Zuerst beobachtet und beschrieben wurde der Parasit von Hilgendorf und Paulicki (1869); Fouquet (1876) stellte den Namen *Ichthyophthirius multifiliis* auf. Kerbert (1884) beschrieb unter dem Namen *Chromatophagus parasiticus* ein auf Fischen schmarotzendes holotriches Infusor, das der Fouquet'schen Beschreibung zwar nicht in allen Punkten entsprach, später aber dennoch mit *Ichthyophthirius* identifiziert wurde. Bütschli (1887) reihte die Art der Gattung *Holophrya* Ehrbg. ein. Zacharias (1892) beschrieb eine neue Species: *Ichthyophthirius chrysoptomus.* Ob sie mit der erstgenannten identisch ist, läßt sich nicht bestimmt entscheiden. Stiles (1894) stellte das Vorkommen von *Ichthyophthirius*-Seuchen in Nordamerika fest.

Schon die Entdecker des Parasiten beschrieben seine Vermehrung. Sie beobachteten, daß der Schmarotzer den Fisch verlasse, sich am Boden des Behälters festsetze, eine Cyste ausscheide, durch eine Anzahl aufeinanderfolgender Teilungen eine große Menge Sprößlinge bilde und daß diese nach Sprengen der Hülle ausschwärmten. Fouquet fand einen Micronucleus in den ausgeschlüpften Sprößlingen. Bütschli nahm an, daß der Micronucleus stets vorhanden, aber nur in den eben der Cyste entschlüpften Tieren gut sichtbar sei. Fast der gleichen Ansicht waren Doflein (1901) und Hofer (1904). Jener glaubte, daß der Micronucleus erst sichtbar werde, wenn innerhalb der Cyste die Nahrungskörper aufgebraucht seien (z. B. nahm er sie im 128er Teilungsstadium wahr), dieser spricht direkt von einem schwer zu beobachtenden Nebenkern des erwachsenen Tieres.

Erst 1904 wurde durch Clevisch die Entstehung des Nebenkerns beschrieben.[1]) Unabhängig von diesem Autor behandelte Neresheimer (1907, 1908) den Vorgang nochmals. Clevisch gibt an, daß im 8er und 16er Teilungsstadium im Macronucleus eine chromatische Ansammlung erscheine, die im 32er Stadium zu einem Streifen in der Äquatorialebene werde; die folgende Teilung erstrecke sich auch auf diese Chromatinmenge. Bei der Abrundung nach der

[1]) Die Arbeit erschien als Dissertation in Bern mit der Überschrift: „Aus dem Zoologischen Institut München", war aber nicht von Herrn Prof. Dr. Hertwig genehmigt und wurde im hiesigen Institut erst durch Citierung in Roth's Aufsatz bekannt.

Teilung eliminiere der Hauptkern ein Chromatinklümpchen, das sich zur Nebenkernspindel entwickle. Clevisch beschreibt die Umbildung des Abschnürungskörpers zur Spindel recht eingehend, insbesondere die Entstehung der achromatischen Fasern, das Erscheinen von Chromosomen und die Bildung der Äquatorialplatte. Der Nebenkern beteiligt sich bei den folgenden Teilungen. Mit der Teilung vom 128er zum 256er Stadium hat nach Clevisch die Vermehrung ihr Ende erreicht. Die Kerne sollen in ein Ruhestadium übergehen. Schließlich erwähnt Clevisch noch, daß er manchmal im 64er und 128er Stadium noch Chromatinanhäufungen im Hauptkern wahrgenommen habe, während der Micronucleus schon vorhanden war.

Neresheimer's Darstellung von der Vermehrung unseres Infusors weicht von den Angaben der genannten Autoren wesentlich ab. Außer der Vermehrung durch aufeinanderfolgende Teilungen beschreibt er eine Zerfallsteilung. Das vom Wirte abgewanderte Infusor zerfalle — ohne oder mit vorausgegangener Cystenbildung — spontan in sehr viele Sprößlinge, die zur Neuinfektion von Fischen befähigt seien. Neresheimer nennt diesen Vorgang „multiple Teilung". Sie soll noch besonders charakterisiert sein durch das Fehlen eines Micronucleus. Bei denjenigen Teilstücken jedoch, die durch aufeinanderfolgende Teilungen entstehen, beobachtete auch Neresheimer einen Micronucleus. Über die Entstehung dieses Nebenkerns macht er Angaben, die denen von Clevisch wesentlich widersprechen. Der Hauptkern zeige bei den ersten Teilungen in der Cyste ein gleichmäßiges Aussehen; wenn etwa 2—3 Dutzend Teilstücke von etwa je 100 μ Durchmesser entstanden seien, wölbe sich mit einem Male eine kompakte, stark färbbare Masse vor, die dann aus dem Kern heraustrete und sich eine Strecke weit von ihm enferne. Nachdem die Verbindung zwischen dem neuen Gebilde und dem Macronucleus verschwunden sei, nähme es den Charakter eines Nebenkerns an, indem es bei den folgenden Teilungen sich gleichfalls teile. So entstünden durch fortgesetzte Teilungen in der Cyste kugelige Individuen von etwa 40 μ im Durchmesser, in denen Haupt- und Nebenkern deutlich wahrzunehmen seien. Der Nebenkern aber beginne schließlich sich allein zu teilen, und so entstünden erst 2, dann 4 Micronucleen. Von diesen fielen 3 der Auflösung anheim, 1 aber teile sich nochmals und ergäbe 2 Geschlechtskerne. Während der letzten Vorgänge seien die Sprößlinge der Cyste entschlüpft.

Neresheimer versuchte vergeblich eine Conjugation der Sprößlinge zu beobachten, dagegen fand er, daß in den jungen Schmarotzern in der Haut der Fische Vorgänge stattfinden, die sich als Befruchtung

deuten lassen. Die jungen Parasiten zeigen häufig zwei nahe beieinanderliegende Micronucleen, die Neresheimer für verschmelzende Geschlechtskerne erklärte. Aus der Verschmelzung gehe ein spindelförmiges Syncarion hervor und dieses wandere in den Hauptkern ein, wo es verschwinde. Der Autor glaubte annehmen zu dürfen, daß die verschmelzenden Nebenkerne beide demselben Individuum entstammten, daß also eine autogame Befruchtung vorläge.

Außer den beschriebenen Vermehrungsweisen nahm Neresheimer auch noch Teilungen des erwachsenen Infusors in der Haut des Wirtstieres an, zwar sei dieser Vorgang selten.

Roth (1908) will weder den letztgenannten Entwicklungsmodus, noch die „multiple Teilung" als normal ansehen. Er glaubt, daß Neresheimer sich vielfach durch pathologische Erscheinungen habe täuschen lassen.

Material und Methoden.

Das Vorkommen des *Ichthyophthirius*.

Sehr zahlreich sind in der wissenschaftlichen Literatur die Nachrichten über das Vorkommen von *Ichthyophthirius* nicht. Einen Begriff von der Häufigkeit der durch das Infusor hervorgerufenen Fischkrankheit erhält man erst, wenn man die volkstümliche Literatur der Fischzüchter und Aquarienliebhaber verfolgt. Alle Berichte zeugen nur von dem Auftreten des Parasiten in Aquarien, größeren Aufzuchtbehältern und Teichen der Fischwirtschaften.

Zwar wurde in einigen Fällen (vgl. Fouquet und Stiles) auf eine unmittelbare Infektion aus offenen Gewässern geschlossen. Aus eigener Erfahrung kann ich das Vorkommen des Schmarotzers in Wildgewässern nur vom „Altrhein" bei Breisach, vielfach ausgebuchteten Nebenarmen des Oberrheins und einigen Bächen in der Nähe Freiburgs i. Br. bestätigen. Es scheint aber im allgemeinen recht selten vorzukommen, daß mit *Ichthyophthirius* behaftete Fische in Wildgewässern gefangen werden.

Dagegen kommt im Widerspruch mit den Auffassungen Neresheimer's und Roth's der Parasit in Aquarien, wie schon bemerkt, recht häufig vor. Es würde zu weit führen, wollte ich die vielen Fälle von Ichthyophthiriasis, die ich an verschiedenen Orten festgestellt habe, aufzählen; es sei nur bemerkt, daß ich in den ersten

3 Monaten der vorliegenden Untersuchungen von 6 *Ichthyophthirius*-Infektionen, die in keinem Zusammenhang standen, Kenntnis erhielt.

Daß es sowohl Clevisch wie Neresheimer und Roth so viele Schwierigkeiten bereitete, in den Besitz von Material zu gelangen, hat nicht eine Seltenheit des Materials zur Ursache.[1])

I. Teil.

Die Kultivierung des *Ichthyophthirius*.

Die Kultur des Parasiten im Aquarium.

Zur systematischen Kultivierung des Parasiten wurden vorwiegend Aquarien benutzt, die schon seit längerer Zeit bepflanzt und von Fischen bewohnt gewesen waren, mithin pflanzlichen und tierischen Detritus enthielten. In diesen Behältern war für die Parasiten wie für ihre Wirte, die Fische, in der Regel genügend sauerstoffreiches Wasser. Nur wenn die kleineren der Aquarien sehr reichlich mit Fischen beschickt waren, mußte bei heißer Witterung eine künstliche Durchlüftung zu Hilfe genommen werden, jedoch weniger der Schmarotzer als ihrer Wirte wegen; denn die Ichthyophthirien scheinen während des parasitischen Lebens recht geringe Ansprüche an den Sauerstoffgehalt des Wassers zu stellen. Der von Neresheimer angegebene Fall, wo bei starker Luftdurchleitung die Ichthyophthirien starben, während ein Bachsaibling am Leben blieb, darf nicht verallgemeinert werden. Ich habe in früheren Jahren Ichthyophthiriasis an sehr anspruchslosen Fischen (Labyrinthfischen und Cypriniden) in den primitivsten Behältern verfolgt, worin Saiblinge zweifellos bald gestorben wären. Es wäre denkbar, daß die Widerstandsfähigkeit des Schmarotzers verschieden ist, je nach den Umständen, an die er sich in mehr oder weniger langer Zeit angepaßt hat.

---

[1]) Dies zeigt z. B. folgende Tatsache: Trotz einiger Annoncen in Aquarienliebhaberzeitschriften erhielt ich keinen einzigen ichthyophthiriuskranken Fisch, obgleich, wie ich zufällig erfuhr, zu dieser Zeit in verschiedenen Aquarien infizierte Fische vorhanden waren. Ich mußte die Aquarienbesitzer meist persönlich aufsuchen, um in ihren Behältern das Gewünschte zu finden. Vielfach wußten sie gar nicht, daß ihre Fische infiziert seien.

Als Träger der Kultur gebrauchte ich folgende Fischspecies:

Amiurus nebulosus Rafin.
Carassius vulgaris Nils.
Tinca vulgaris Cuv.
Leuciscus phoxinus (L.)
„ *idus* (L.)
„ *rutilus* (L.)
Rhodeus amarus (Bl.)
Eupomotis gibbosus (L.)
Lepomis auritus (L.)
Heros facetus (Steind.).

Bei den künstlichen Infektionen verfuhr ich zuerst folgendermaßen: In ein mit gesunden Fischen besetztes Aquarium wurden die Parasiten hineingetan, entweder solche, die soeben von kranken oder toten Fischen abgewandert waren, oder solche, die sich encystiert hatten. Die Erfahrung lehrte mich, daß es besser ist, sogleich den toten oder sterbenden infizierten Fisch in das Aquarium zu tun. Dann sieht man die Parasiten den Wirt verlassen und sich zur Encystierung an den Boden des Gefäßes oder an Wasserpflanzen anheften.

Nach ungefähr 32 Stunden fand ich die aus der Teilung innerhalb der Cyste hervorgegangenen Sprößlinge auf den Fischen. Das Heranwachsen dieser jungen Parasiten werde ich in einem anderen Kapitel besprechen. Die Übertragungen gelangen aber auch, wenn ich die gesunden Fische in ein Aquarium setzte, welches stark infizierte beherbergte, dort nur wenige Stunden ließ und dann separierte. Daraus ist zu schließen, daß die Parasiten, auch bevor der von ihnen heimgesuchte Fisch dem Tode nahe ist, abwandern und Urheber einer neuen Infektion werden können.

Es ergibt sich somit die Frage, ob der abgewanderte Parasit direkt auf den neuen Wirt übergeht, oder ob er sich durch Teilungen innerhalb einer Cyste vermehrt und erst seine Sprößlinge die Neuinfektion hervorrufen. Für letzteres sprechen die Befunde; denn die neuen Infektionen lassen sich wie bei der oben beschriebenen anderen Infektionsmethode erst nach ca. 32 Stunden nachweisen und bestehen aus kleinen Sprößlingen.

Die Übertragung der Parasiten kann auch mittelbar erfolgen. Z. B. kommen Schnecken dafür in Betracht. Auf den Schalen von Planorben fand ich wiederholt encystierte Ichthyophthirien, jedoch ließen sich die Schmarotzer nie an Weichteilen von Schnecken feststellen.

Für die Fischereipraxis von gewisser Wichtigkeit scheint mir folgender Befund: Wenn ich aus den infizierten Aquarien die Fische entfernte, konnten nach 60 Stunden neue Tiere hineingesetzt werden, ohne daß sie infiziert wurden. Die Parasiten im Aquarium waren ausgestorben. Setzte ich dagegen bereits 32—40 Stunden nach Entfernen der kranken Fische die gesunden hinein, so kam in einigen Fällen die Infektion noch zustande. Vorausgesetzt, daß bei den wenigen Versuchen keine Zufälle das Resultat hervorgerufen haben, darf man annehmen, daß die Parasiten, welche sich nach dem Entfernen der kranken Fische im Aquarium befanden, Sprößlinge bildeten und daß diese nur kurze Zeit ohne einen Wirt leben konnten.

Die Übertragungen gelangen ohne merklichen Unterschied von einer der oben genannten Fischart auf die andere. Die Liste infizierbarer Fische ließe sich leicht vergrößern, im allgemeinen scheint keine Species gegen den Parasiten gefeit zu sein. Deshalb ist es sehr auffällig, daß es mir nicht gelang, *Umbra crameri* Fitz. zu infizieren, obgleich ich es an 6 Exemplaren wiederholt unter den günstigsten Bedingungen versuchte. Wo der Grund des Mißerfolges gelegen, vermag ich nicht anzugeben. Neresheimer hatte bei mehreren Übertragungsversuchen von einer Art auf die andere kein Glück und glaubte dem Mißlingen der Versuche Bedeutung beilegen zu dürfen. Er ließ sich dadurch in der Vermutung bestärken, daß wir es mit verschiedenen Arten oder Rassen von *Ichthyophthirius* zu tun hätten, die den verschiedenen Wirtsarten speziell angepaßt seien. Hierin mich dem Autor anzuschließen vermag ich angesichts der wenigen vorliegenden Beobachtungen nicht. Mir sind weder während dieser Untersuchungen, zu denen neben Material gleicher Herkunft anderes aus örtlich sehr verschiedenen und höchstwahrscheinlich voneinander unabhängigen Quellen benutzt wurde, noch in früheren Jahren, wo ich zweifellos verschiedene *Ichthyophthirius*-Stämme untersuchen konnte, Unterschiede bemerkbar geworden, die auf verschiedene Rassen, geschweige Arten schließen ließen.

Wenn auch der Hauptzweck meiner Kulturen war, möglichst viel Material für celluläre Untersuchungen zu ergeben, versuchte ich durch möglichst lang fortgesetzte, von einem Stamm ausgehende Reinzüchtung zu neuen Aufschlüssen über die Biologie des Parasiten zu gelangen. Insbesondere drängte sich die Frage auf, ob im Laufe der Kulturen Depressionserscheinungen auftreten würden. Die systematische Kultivierung begann anfangs März und endete im September, aber sie bestand nicht aus einer ununterbrochenen Weiterzüchtung eines Stammes, sondern ich mußte hin und wieder neues, fremdes

Material zu Hilfe nehmen. Die erste Reinkultur eines Stammes ging von 5 Individuen aus, die von einem sterbenden Fisch abgewandert waren. Diese encystierten sich und bildeten Sprößlinge, welche 3 in das Aquarium gesetzte Fische infizierten. Nach Verlauf einer gewissen Zeit, über die ich an anderer Stelle sprechen werde, waren die Parasiten herangewachsen, wanderten wieder vom Fisch ab, lieferten neue Sprößlinge usw. Wenn ich die 5 Tiere, von denen ich ausging, als erste Generation zähle, ihre Sprößlinge als zweite usw., ist die Zahl der ununterbrochen gezüchteten Generationen meiner am längsten fortgesetzten Kultur 10. Eine andere Kultur umfaßte 8, eine weitere 6, eine vierte 5 Generationen.

Daß es mir nicht gelang, die Dauerkulturen weiter fortzusetzen, war in widrigen Zufällen begründet, die einen frühen Tod der Wirtstiere herbeiführten. Wenn der Fisch wenige Tage nach der Infektion stirbt, gehen die Parasiten mit ihm zugrunde, da sie noch nicht die Fähigkeit haben, sich zu encystieren und zu teilen, und auch nicht direkt einen neuen Wirt aufsuchen.

Die Dauerkulturen gaben mir neben anderen, die nicht aus dem gleichen Stamm gezüchtet waren, in verschiedenen Generationen Untersuchungsmaterial. Bei der vergleichenden Betrachtung der einzelnen Generationen habe ich keine Erscheinungen gefunden, die sich als Produkt periodischer Depressionen auffassen ließen.

Dennoch scheinen mir nicht immer gleiche Verhältnisse zu herrschen. Dies äußerte sich in der Erscheinung, daß im Spätsommer und im Herbst die Kultivierung mehr Schwierigkeiten bot als vorher, gegen den Winter konnte ich sogar überhaupt keine Neuinfektionen mehr erzielen.

Im Vergleich hiermit fällt es auf, daß die Mehrzahl der beschriebenen *Ichthyophthirius*-Seuchen im Frühjahr und Sommer herrschte. So gibt Fouquet an, daß in den „bassins de pisciculture du College de France“ 10 Jahre lang die Ichthyophthiriasis Ende Mai auftrat und gegen August von selbst erlosch. Stiles beobachtete eine große Seuche in Nordamerika im Juli, Kerbert sah den Parasiten in den Behältern des Amsterdamer Aquariums am Ende des Winters auftreten, Neresheimer erhielt, einer freundlichen Mitteilung des Herrn Prof. Dr. Doflein zufolge, sein bestes Material auch in der ersten Hälfte des Jahres, und Roth glaubt, laut brieflichem Bericht, die stärksten Infektionen ebenfalls zu dieser Jahreszeit gesehen zu haben.

Man gewinnt so den Eindruck, daß der *Ichthyophthirius* vorwiegend nur im Spätwinter, Frühjahr und Vorsommer in großen,

verheerenden Mengen auftritt. Daß dieses periodische Auftreten nicht eine unmittelbare Folge der Temperatur ist, scheint mir dadurch erwiesen, daß *Ichthyophthirius*-Seuchen bei recht verschiedenen Wärmegraden beobachtet wurden. Kerbert gibt z. B. an, daß in seinen Aquarien *Ichthyophthirius* bei 8,5° C auftrat, Stiles konstatierte den Parasiten bei 23,3° C. In meinen Aquarien war die Wassertemperatur im Herbst, als die Kultur einging, nicht niedriger als im Frühjahr, nämlich durchschnittlich 17—18° C.

Die Kultur der vom Fisch abgewanderten Ichthyophthirien.

Für die Kultivierung der Vermehrungsstadien verwendete ich nach vielen Versuchen zum Teil Uhrschälchen von ca. 8 cm im Durchmesser oder Petrischalen gleicher Größe. In jede Schale kamen 3—6 Ichthyophthirien. Die meisten Tiere jedoch züchtete ich in schwarzen Schalen aus Papiermasse (Größe 15×20 cm), wie sie in der photographischen Technik gebraucht werden. Diese Schalen bieten die große Annehmlichkeit, daß man die weißen Infusorien gut sieht und von der glatten lackierten Fläche leicht abnehmen kann. In einer solchen Schale ließen sich gleichzeitig über 100 Cysten züchten.

In die Uhrschälchen legte ich einen Algenfaden, damit sich die Infusorien leicht festsetzen könnten. Es bereitet jedoch oft Schwierigkeiten, vor oder nach der Fixierung die Cyste von dem bei der mikroskopischen Untersuchung störenden Algenfaden abzulösen.

Bei den Entwicklerschalenkulturen waren die Algenfäden überflüssig, da sich die Tiere auf dem lackierten Boden trotz seiner Glätte bald festsetzten. In diesen Gefäßen kam es auch nur selten vor, daß sich mehrere Tiere aneinander hefteten, während in den Uhrschälchen sich manchmal Ketten von 4—7 aneinanderklebenden Ichthyophthirien vorfanden.

Die Technik.

Für die meisten Präparate verwendete ich zur Fixierung Pikrinessigsäure, zur Färbung Boraxkarmin. Einige Schwierigkeit bot die Differenzierung. Die schönsten Bilder erhielt ich bei 48—62 stündiger Färbung in etwas verdünnter Boraxkarminlösung und langer Differenzierung in salzsaurem Alkohol mit Glycerinzusatz.

Sämtliche Stücke wurden zunächst als Totalpräparate in Nelkenöl untersucht, ein Teil wurde später geschnitten. Die Schnittdicke

wurde je nach der Größe der betreffenden Cysten und ihrer Teilstücke verschieden gewählt, für die kleineren 5, für die größeren 7,5 und 10 μ. Vielfach gaben Zertrümmerungspräparate in Nelkenöl besseren Aufschluß als Schnitte. Selbst die zertrümmerten Cysten wurden mitunter noch geschnitten und ergaben in manchen Fällen brauchbare Bilder.

Im allgemeinen genügt für die Schnitte Stückfärbung in Boraxkarmin. Heidenhain'sches Hämatoxylin gab keine günstigen Resultate, da sich eine schöne Differenzierung der Kerne nicht erreichen ließ. Eine gute Färbung gab dagegen Delafield'sches Hämatoxylin.

Das parasitäre Stadium.

Mikroskopische Untersuchungen.

Das parasitäre Stadium des *Ichthyophthirius* beginnt mit der Einwanderung des der Cyste entschlüpften, ungefähr 25—30 μ großen Sprößlings in die Epidermis des Fisches.

Schon Fouquet hatte beschrieben, wie der junge Schmarotzer in die Haut des Wirtes eindringt. Seine Beobachtungen decken sich ungefähr mit denen Neresheimer's, welcher die Ansiedelung des Infusors an besonders günstigem Material verfolgen konnte. Neresheimer brachte ein Brutfischchen von 8 mm Länge mit einigen *Ichthyophthirius*-Cysten, die kurz vor der Sprengung standen, auf einen hohlgeschliffenen Objektträger unter ein Deckglas. Die der Cyste entschlüpfenden Tierchen setzten sich zu mehreren an dem Fischchen fest. Die Art des Einbohrens ließ sich genau verfolgen. Das Infusor begann sehr lebhaft immer in der gleichen Richtung zu rotieren, bald lösten sich Epithelzellen los, flottierten zum Teil im Wasser, zum Teil aber blieben sie den Parasiten wie ein Ringwall umgebend liegen. Allmählich geriet das Infusor in tiefere Schichten und konnte nicht mehr so gut beobachtet werden.

Ähnlich wie Neresheimer beobachtete ich das Einbohren des Parasiten an einem 10 Tage alten Fischchen (*Macropodus viridiauratus* Lacèp.). In seitlicher Ansicht repräsentierte sich der Parasit in einer keulen- oder flaschenkürbisähnlichen Form. Er rotierte um seine Achse und beschrieb zugleich mit seinem freien, dickeren Ende einen Kreis. Das Epithel des Fisches wurde kaum wahrnehmbar zerstört.

Roth verfolgte das Einbohren des Infusors an Flossenstückchen, die er kurz zuvor einem lebenden Fisch amputiert hatte. Als er

diese Stückchen mit den Sprößlingen zusammengebracht hatte, nahm er wahr, wie ein Tierchen „augenscheinlich“ in dem die Flosse überziehenden Schleim stecken blieb. Die rotierende Bewegung wurde verlangsamt, dafür aber um so kräftiger; es drehte sich offenbar einen Widerstand, die Schleimschicht, überwindend, mehr ruckweise, aber immer im gleichen Sinn herum, ungefähr eine Bohrbewegung markierend, wie wir sie mit einem Korkzieher ausüben. Schließlich hatte sich der Parasit eine Höhle im Flossenepithel geschaffen.

Fast in gleicher Weise konnte ich das Einbohren des Schmarotzers auch an Flossenstücken verfolgen, die ich einem gerade infizierten Fisch abschnitt. Ich hatte tags zuvor mehrere Cysten in ein kleines unbepflanztes Aquarium, das einen gesunden Fisch beherbergte, gebracht. Als besondere Merkwürdigkeit zeigte sich, daß an manchen Stellen 2, 3 ja bis 10 Sprößlinge eng nebeneinander sich in das Epithel einzubohren suchten. Manche saßen schon zu mehreren zwischen den Epithelzellen in einem engen Hohlraum.

Roth versuchte auf abgeschnittenen Flossenstücken die Entwicklung des jungen Schmarotzers im Leben zu verfolgen. Er glaubte an ganz jungen Parasiten schon eine Formveränderung wahrnehmen zu können. Die ursprüngliche Form ist nach seiner Ansicht eine flaschenkürbisähnliche, aber schon „um weniges größere Individuen“ sollen Kugelform angenommen haben.

Flaschenkürbisähnliche oder keulenartige Formen bildete auch Fouquet ab, Neresheimer dagegen runde und ovale. Ich fand unter den jüngsten Infektionen alle drei Formen vertreten. Aus den Formverschiedenheiten und etwaigen minimalen Größendifferenzen auf das Alter der Parasiten zu schließen, erscheint mir sehr gewagt. Ich halte es für möglich, daß die keulenähnliche Form eine Wirkung der Centrifugalkraft bei der rotierenden Bewegung des Infusors ist. Daß sich die Form des Tierchens leicht ändert, zeigt sich an den ausschlüpfenden Sprößlingen und an den zu mehreren in einer Höhlung innerhalb des Fischepithels liegenden.

Bei 6 Tage alten Infektionen sehen wir die Parasiten ganz deutlich innerhalb der Epithelhohlräume sich bewegen. Schnitte dieses und älterer Stadien lassen eine starke Epithelwucherung um die Hohlräume erkennen.

Inzwischen ist auch die innere Organisation des Parasiten anders geworden. Die jüngsten Stadien wiesen einen rundlichen oder wenig länglichen Hauptkern und meist auch einen Nebenkern auf. Bei den älteren Tieren ist der Macronucleus in die Länge gezogen oder schon

wurstförmig gekrümmt, wie es für den erwachsenen Parasiten charakteristisch ist. Der Micronucleus ist verschwunden. Näheres über die Kernverhältnisse wird der zweite Teil der Arbeit bringen.

Makroskopische Untersuchungen.

Dem bloßen Auge zeigt sich der *Ichthyophthirius* als ein meist scharf umrandeter weißer Punkt auf der Haut des Fisches. Von einer Wucherung des Epithels umkapselt sitzt er auf Flossen und Rumpf. Die Flossen scheinen am häufigsten infiziert zu werden, insbesondere fand ich, daß Bauch-, Schwanz- und Rückenflosse vielfach heimgesucht werden, dagegen die Brustflosse weniger, was vielleicht eine Folge ihrer fast ununterbrochenen Bewegungen bei den meisten der beobachteten Fischarten ist. Bei starker Infektion dringen die Parasiten auch in die Kiemen des Wirtes ein. Ich bin geneigt, nicht nur wie Neresheimer die Kiemeninfektion für besonders gefährlich anzusehen, sondern sie im allgemeinen als die Todesursache bei der Ichthyophthiriasis zu betrachten, da die sterbenden Fische stets starke Atemnot zeigten und die gestorbenen in allen Fällen Parasiten innerhalb der Kiemen beherbergten.

Die Zahl der Parasiten auf dem Fisch ist oft ganz ungeheuer groß. Z. B. hatte eine künstliche Infektion, zu der ich 10 Cysten verwendet hatte, zur Folge, daß eine Ellritze mit Ausnahme einiger kleiner schwach besetzten Stellen über den ganzen Körper von *Ichthyophthirius*-Kapseln bedeckt wurde.

Mit bloßem Auge sieht man selbst so starke Infektionen erst geraume Zeit nach der Ansiedelung der Sprößlinge auf dem Fisch. Da meine Kulturen nicht bei gleichmäßiger, sondern schwankender Temperatur (Zimmerwärme) geführt wurden, kann ich keine genauen Maßangaben über die Entwicklung des Parasiten machen. Die Durchschnittstemperatur meiner Aquarien betrug 17° C. Es ließen sich in der Regel am 10. Tage nach der Infektion die Parasiten mit unbewaffnetem Auge eben erkennen. Erst ungefähr vom 14. Tage ab waren sie so groß, daß man in ca. $^1/_2$ m Abstand vom Aquarium sie erkennen konnte (ca. 0,75 mm im Durchmesser). Da ich bei heißer Witterung (ca. 21° C) schon 8 Tage nach der Infektion große Ichthyophthirien auf den Fischen fand, scheinen mir die Temperaturverhältnisse eine große Rolle zu spielen. Inwiefern andere Umstände, z. B. die Ernährung, für das Wachstum von Bedeutung waren, ließ sich nicht feststellen.

Neresheimer fand auf großen Barben Ichthyophthirien von 1 mm im Durchmesser, auf kleinen Fischen aber „Pigmäenformen

von höchstens 200—300 μ Durchmesser". Diese Differenzen möchte der Autor als Rassenverschiedenheiten auffassen. Wie ich schon an anderer Stelle sagte (p. 7), hält es Neresheimer für wahrscheinlich, daß sich die Ichthyophthirien an die Wirtsart anpassen können und zwar „im Verlauf einer längeren Seuche".

Da ich nur kleinere Fische (4—15 cm lang) für die Infektionen verwendete und auf diesen sehr verschiedene Größen von Parasiten fand, kann ich mich der Neresheimer'schen Auffassung nicht anschließen. Zwar kamen 1 mm große Exemplare nur vereinzelt, 0,75 mm messende jedoch regelmäßig vor.

Der Tod der Fische trat meistens ungefähr 14 Tage nach Beginn der Infektion ein, oft aber schon zwischen dem 10. und 14. Tage. Starben die Fische nicht, so verschwanden ungefähr am 16. oder 17. Tage die Parasiten. Sie wanderten vom Wirt ab, encystierten sich, und nach einigen Tagen ließ sich eine neue Infektion feststellen. Mehrfach konnte ich das Heranwachsen dieser neuen Generation auf denselben Fischen wie die vorige verfolgen. In manchen Fällen erlagen die Fische nach der zweiten Infektion den Schmarotzern. Es kam aber auch vor, daß die inzwischen herangewachsenen Parasiten wieder abwanderten und ihre Sprößlinge eine dritte Infektion der gleichen Fische hervorriefen. In einigen Fällen erlag der Wirt selbst der dritten Krankheit nicht. Solche Tiere zum vierten Male zu infizieren mißlang mir.

Diese Tatsache brachte mich auf die Frage, ob die Fische immun werden können. Ich versuchte deshalb, so oft ich Material zur Verfügung hatte, schon einmal erkrankte und genesene Fische aufs neue zu infizieren. In verschiedenen Fällen gelang mir dies auch, aber meistens war der Versuch vergeblich. Eine dritte Infektion gelang nur bei ganz wenigen der angestellten Versuche.

Zur Kontrolle setzte ich bei zwei Versuchen die schon einmal infiziert gewesenen Fische mit frisch beschafften zusammen in das verseuchte Aquarium. Jene blieben gesund, diese aber waren bald stark von Schmarotzern heimgesucht.

Da aber auch bei frischem Material die künstliche Infektion manchmal, wenn auch verhältnismäßig selten, mißlang, genügen meine Versuche kaum zur Beantwortung der interessanten Frage. Mangel an Fischen, welche die Krankheit ein- oder gar mehrmals überstanden hatten, machte weitere Versuche unmöglich.

Die Vermehrung der Parasiten auf dem Wirt.

Zernecke (1897) fand in der Fischepidermis zwei aneinanderliegende Ichthyophthirien und hielt sie für „in der Teilung begriffen“. Die Abbildung des Autors beweist aber, wie Roth schon richtig bemerkte, daß es sich nicht um eine Teilung handelt, da beide Individuen den normalen wurstförmigen Kern aufweisen.

Wichtiger ist ein Befund Neresheimer's. Der Autor sah „viele Hunderte“ Ichthyophthirien auf Fischen, ohne ein Teilungsstadium zu finden. „Erst ganz zuletzt sah“ er ein Tier, „das in einer nicht ganz äqualen Zweiteilung begriffen war. Ich konnte,“ berichtet Neresheimer, „die Teilung bis zu Ende verfolgen und habe damit den Nachweis gebracht, daß der *Ichthyophthirius*, wenn auch vielleicht nur ausnahmsweise, sich in der Fischhaut durch Teilung fortpflanzen kann.“

Roth schloß sich dieser Auffassung nicht an. Er wies darauf hin, wie leicht eine Täuschung möglich ist, da die nebeneinander in einem Hohlraum zwischen der Epidermis sitzenden Ichthyophthirien so übereinander liegen können, daß man nur ein Tier sieht. Wenn sie ihre Lage verändern, kann der Beobachter leicht glauben, eine Teilung vor sich zu haben. Besonders wahrscheinlich scheint es Roth, daß Neresheimer nicht eine Teilung in der Haut, sondern in dem auf der Haut befindlichen Schleim beobachtete.

Zur Klärung der Frage, ob sich der Parasit auch innerhalb des Fischepithels teilt, habe ich viel Material geopfert. Aber weder unter dem konservierten noch dem lebenden Material fand ich Teilungsstadien. In einem Falle glaubte ich endlich eine Teilung in der Haut gefunden zu haben. Ich hatte einem lebenden Fisch ein Stück von einer Flosse abgeschnitten und beobachtete unter dem Mikroskop die darauf befindlichen Parasiten, aber in der Tat war es eine Teilung auf, nicht in der Epidermis.

Nach Zacharias, Stiles und Roth findet man auch Cysten auf der Haut des Fisches. Neresheimer meint, daß solche Cysten zufällig angeklebt seien. Hiergegen spricht, daß Roth einen encystierten Parasiten innerhalb der Epidermis eines Fisches und ferner eine Fischleiche mit vielen Cysten fand. Derartige Fälle kommen jedoch nur selten vor und sind, wie mir scheint, als anormale Bildungen anzusehen, oder man müßte annehmen, daß der Cystenbildung auf toten Fischen schon ein Abwandern des Parasiten vom Wirt und ein Neuanheften vorausgegangen seien; denn daß tatsächlich die

abgewanderten Infusorien manchmal statt an dem Boden des Behälters oder an Pflanzen sich zur Encystierung auf Flossenstücken oder Epithelfetzen festsetzen, habe ich beobachtet.

Der *Ichthyophthirius* nach der Abwanderung vom Wirt.

Beobachtungen am lebenden Tier.

Meist beginnt schon, wenn der von den Schmarotzern zugrunde gerichtete Fisch sich dem Tode nähert, die Abwanderung, jedoch die Mehrzahl der Parasiten entfernt sich erst, wenn der Wirt verendet ist. Die größeren Ichthyophthirien scheinen zeitiger abzuwandern als die kleineren. Von diesen findet man noch eine beträchtliche Zahl einige Stunden später auf der Fischleiche.

Daß ich auch ein Abwandern der Parasiten bei Fischen wahrgenommen, die der Krankheit nicht erlagen, wurde bei der Besprechung des parasitären Stadiums erörtert. Auch ergab sich aus einer der beschriebenen Infektionsmethoden, daß vereinzelte Ichthyophthirien den lebenden Fisch verlassen und durch Teilung in einer Cyste neue Parasiten bilden. Es besteht auch die Möglichkeit, daß die einzelnen Individuen gewaltsam vom Fische abgestreift wurden. Man sieht häufig, wie sich die heimgesuchten Fische an festen Gegenständen scheuern.

Beobachtet man eine abgeschnittene Flosse unter dem Mikroskop, so sieht man die Parasiten in ihren Höhlungen innerhalb des Epithels sehr lebhaft rotieren. Man gewinnt den Eindruck, daß sie sich herauszuarbeiten versuchen. Ist das Epithel gesprengt, so zwängen sie sich unter merkwürdigen Formveränderungen durch die entstandene Lücke und beginnen zu schwimmen. Es dauert oft mehrere Minuten, bis sie die ursprüngliche rundliche oder etwas längliche Form wiedergewonnen haben. Sie schwimmen, wie man mit bloßem Auge sehen kann, mit ziemlicher Geschwindigkeit herum. Hier und dort setzen sie sich fest, schwimmen aufs neue fort usw., bis sie sich endlich zur Encystierung an dem Boden des Gefäßes, an Pflanzenteilen usw. anheften. Bewegt man das Gefäß jetzt auch nur ein wenig, so lösen sie sich wieder los.

Die Encystierung erfolgt bald früher, bald später, mitunter erst nach Verlauf einiger Stunden. Die sehr späten Encystierungen (6 Stunden und mehr nach der Abwanderung vom Wirt) deuten auf pathologische Verhältnisse; denn in solchen Fällen starben die Tiere, nachdem wenige Teilungen stattgefunden hatten. Mir schien,

daß die Encystierung rascher erfolge, wenn ich es vermied, die Ichthyophthirien mit einer Pipette zu berühren. Deshalb brachte ich sie später nicht mehr mit einer Pipette in die Kulturschalen (Uhrschälchen usw.), sondern ich zerschnitt den sterbenden Fisch und legte die Teile samt den darauf befindlichen Parasiten in das Gefäß, in welchem ich die Entwicklung der Cyste verfolgen wollte.

Bei der Encystierung gingen die Cilien des Infusors nicht verloren. Auch die fixierten und gefärbten Präparate beweisen, daß die Cilien nicht abgeworfen werden. Roth machte die gleiche Beobachtung, Clevisch aber schreibt, daß das Tier „auf den Boden des Wassers fällt, die Wimperhaare verliert und eine gallertartige Hülle absondert". Zacharias äußert sich auch in diesem Sinne.

Die erste Zweiteilung tritt in der Regel innerhalb $^1/_2$ oder doch 1 Stunde nach der Encystierung ein. Wann und wie die folgenden Teilungen vor sich gehen, haben verschiedene Autoren (Fouquet, Kerbert, Stiles, Roth) eingehend behandelt. Ich habe darüber nichts Neues zu berichten; nur möchte ich gegenüber Roth, der es für normal erklärt, wenn sich die Teilstücke in der Cyste nicht bewegen, betonen, daß ich nie absolut unbewegliche gesunde Sprößlinge in der Cyste beobachtete. Zwar schien es oft, als ob die Tochterstücke ganz bewegungslos seien, bei Anwendung stärkerer Systeme (Leitz Oc. 3, Obj. 6) erkannte man aber ein Rotieren des Tieres und Flimmern der Cilien.

Die Zahl der Sprößlinge in der Cyste betrug nach Beendigung der Teilungen in den meisten Fällen 256. Gelegentlich kamen auch ca. 512 Teilungen vor. Sicher zählen konnte ich derartige Mengen am lebenden Material nicht. Erst die fixierten Präparate gaben zu den Schätzungen die nötigen Belege. Da oft ein Teilstück eines ziemlich frühen Stadiums sich nicht weiterteilt oder erst später als die Schwesterstücke die Teilung fortsetzt, kommen auch andere Zahlen zustande als diejenigen, welche sich bei andauernd gleichmäßiger Teilung ergeben würden.

Das Ausschlüpfen der Sprößlinge erfolgte in meinen Kulturen bei ca. 17° C durchschnittlich 20 Stunden nach Abwanderung des Parasiten vom Wirt. Es kam vor, daß Cysten schon in der 13. und andere erst in der 27. Stunde zersprengt wurden. Im erstgenannten Falle waren nur ca. 128 Sprößlinge gebildet worden, im letzten hatte eine Temperaturerniedrigung auf 13,5 – 14° C die Entwicklung verzögert.

Es kommt vor, daß die abgewanderten Parasiten, ohne sich zu encystieren, mit dem Teilungsprozeß beginnen. Stiles, Neresheimer

und Roth berichten davon. Erst nachdem wenige oder gar nur eine Teilung stattgefunden haben, tritt die Encystierung ein. Die Teilstücke encystieren sich entweder einzeln oder zu mehreren. Die folgenden Teilungen in der Cyste bieten nichts Außergewöhnliches. Ich beobachtete auch, daß die Teilungen bis zum 16er Stadium fortgesetzt wurden und dann die Tochterstücke starben.

Anfangs schien es mir, daß derartige vorläufige freie Teilungen häufiger bei großen als bei kleinen Individuen eintreten; ich untersuchte daher die Frage, ob ein Zusammenhang zwischen Größe des Tieres und Teilungsmodus bestehe. Die Antwort fiel negativ aus. Dagegen ließ sich feststellen, daß die freien Teilungen in den Kulturen, welche ein schlechtes Endergebnis hatten (viele pathologische Bildungen), besonders häufig auftraten. Daher schien es mir einer Untersuchung wert, ob ungünstige Bedingungen für die Encystierung Anlaß zur freien Teilung sein können. Ich stellte einige Versuche an, indem ich die Kulturschälchen mit dem *Ichthyophthirius* öfters bewegte. In der Mehrzahl der Fälle vertrugen dies die Parasiten überhaupt nicht und gingen, ohne mit der Teilung begonnen zu haben, ein. Bei den übrigen Versuchen erfolgten freie Teilungen nie aber Encystierungen. Es scheinen also in der Tat die freien Teilungen einzutreten, wenn die Verhältnisse für eine Encystierung ungünstig sind. Daß freie Teilungen und Encystierungen in einer Kultur nebeneinander vorkommen und dieselben Tiere, welche sich erst frei teilen, sich später encystieren, weist darauf hin, daß die ungünstigen Einflüsse nicht alle Tiere einer Kultur gleichmäßig zu treffen und nicht dauernd wirksam zu sein brauchen.

Einen merkwürdigen Teilungsvorgang, eine Zerfallsteilung, beschreibt Neresheimer. Die nach der Abwanderung vom Fisch träge herumschwimmenden Ichthyophthirien zerfielen, ohne sich encystiert zu haben, spontan in eine „sehr wechselnde Zahl von Sprößlingen", besonders häufig in 5 Stücke, „wobei die Teilstücke etwa wie die Teile einer Orange voneinander geschieden wurden". Der Kern nahm bei Beginn der Teilung ganz unregelmäßige Formen an. Auch in Cysten fand der Autor „multiple Teilungen", die gleichfalls von bizarren Kerndeformationen begleitet waren. Als charakteristisch für die „multiplikative Fortpflanzung" bezeichnet Neresheimer ferner „das Fehlen jeder micronucleusartigen Differenzierung".

Roth konnte keine Zerfallsteilungen finden, wohl aber sah er manchmal bei absterbenden Ichthyophthirien Verkrüppelungen, die Plasma und Kern in Mitleidenschaft zogen. In kurzer Zeit folgte ein Zerfall des Tieres. Roth nimmt an, daß Neresheimer patho-

logische Tiere fixiert und sich durch die Präparate habe täuschen lassen.

Auch mir gelang es nicht, eine Zerfallsteilung zu Gesicht zu bekommen. Jedoch fand ich unter meinen Präparaten Bilder, welche an die von Neresheimer beschriebene Zerfallsteilung innerhalb einer Cyste (vgl. Fig. 13 bei N.) erinnern. Es handelt sich in diesem Falle zweifellos um pathologische Cysten. Ein Teil war schon etwas zerstört, offenbar schon vor der Fixierung abgestorben. Ich hatte sie alle an der tiefsten Stelle einer runden Kulturschale mit unebenem Boden, die ich aushilfsweise benutzte, gesammelt. Ob nun auch Neresheimer pathologische Erscheinungen vor sich gehabt hat, bleibe dahingestellt. Unwahrscheinlich ist es nicht.

II. Teil.

Untersuchungen am konservierten Material.

Die Entstehung des Nebenkernes.

Wie ich in der allgemeinen Einleitung ausgeführt habe, findet sich in dem erwachsenen, schmarotzenden *Ichthyophthirius* kein Nebenkern, wohl aber in dem der Vermehrungscyste entschlüpften jungen Parasiten. In dem frisch encystierten Infusor und den ersten Teilungsstadien läßt sich ebenfalls kein Micronucleus wahrnehmen, dagegen wohl in den späteren.

Die oben wiedergegebene Anschauung der älteren Autoren (Bütschli, Doflein, Hofer), daß der Micronucleus wohl stets vorhanden, aber nicht in allen Stadien wahrnehmbar sei, weil er von Stoffwechselprodukten verdeckt werden könne, wurde von Clevisch widerlegt. Der Autor wies nach, daß der Micronucleus der Sprößlinge im Laufe der innerhalb der Cyste stattfindenden Teilungsvorgänge entsteht.

Die ersten Teilungen verdienen kein besonderes Interesse. Wie Clevisch zeigte, leitet der Hauptkern die Teilung ein, indem er seine Hufeisen- oder Wurstform verliert und sich in die Länge streckt. Es folgt die Durchschnürung des Kernes, sie wird von der des Plasmas begleitet. Auf diese Weise entstehen 2, 4 Teilstücke usw.

Interessanter sind die späteren Stadien, sie leiten zur Frage nach der Entstehung des Nebenkernes über. Im 8- und 16teiligen Stadium nahm Clevisch chromatische Ansammlungen innerhalb des Hauptkerns in Form von undeutlichen Streifchen wahr, im 32teiligen beobachtete er einen deutlichen chromatischen Streifen in der Äquatorialgegend. Bei der Teilung vom 32er zum 64er Stadium soll nach Clevisch jedem Tochterkern die Hälfte dieser chromatischen Substanz zugeteilt werden. Nach der Teilung beobachte man „peripher gelegen dieses Chromatinklümpchen an den einander zugewandten Enden der beiden Kerne". Bei der Abrundung eliminiere der Kern diese Chromatinmenge in Form eines kleinen Brockens in das Plasma.

Das Schicksal dieses abgeschnürten Körperchens beschreibt Clevisch ungefähr folgendermaßen: Der Brocken nimmt runde Gestalt an; in seinem Innern zeigt sich das Chromatin regellos verteilt. Später erscheint ein achromatisches Netzwerk, auf dem sich die chromatischen Körnchen anlagern. Aus diesem „Knäuelstadium" entsteht eine Spindel, indem der Nebenkern sich streckt und die achromatischen Fasern sich längsordnen. Die Chromatinkörnchen liegen zunächst noch in ungleichmäßigen Abständen auf den Spindelfasern, allmählich wandern sie zum Äquator und bilden die Äquatorialplatte. Es hat sich also eine typische Nebenkernspindel entwickelt.

Von den Angaben Clevisch's weichen diejenigen Neresheimer's erheblich ab. Chromatische Ansammlungen innerhalb des Hauptkernes beobachtete Neresheimer nicht. Wohl aber nahm auch er Abschnürungen aus dem Hauptkern wahr. Diese erfolgten nicht unmittelbar im Anschluß an eine Teilung, sondern im Ruhezustand des Hauptkernes, zwischen zwei Teilungen. Neresheimer gibt an: „Wenn in der Cyste etwa zwei oder drei Dutzend Teilstücke von etwa je 100 μ Durchmesser entstanden sind," tritt ein stark färbbares Chromatinklümpchen aus dem Macronucleus heraus. Hat sich das Klümpchen weiter vom Macronucleus entfernt, so sieht man zunächst noch eine kometenschweifartige Verbindung zwischen beiden. Aus der gekrümmten Form des Verbindungsstranges und dem Umstand, daß sich dem Autor das Bild nur selten, „dann aber in vielen Individuen derselben Cyste zugleich" zeigte, gewann er den Eindruck, daß der Chromatinbrocken wie ein Projektil aus dem Hauptkern herausgeschleudert werde. Über die Umbildung dieses Körpers zum Micronucleus macht Neresheimer keine näheren Angaben, sondern teilt nur mit, daß sich die folgenden Teilungen auch auf den Nebenkern erstrecken.

Eine wesentliche Verschiedenheit zwischen der Darstellung

Clevisch's und der Neresheimer's liegt darin, daß jener Autor annimmt, die Abschnürung der Anlage zum Nebenkern erfolge unmittelbar im Anschluß an eine Teilung und an einer präformierten Stelle, dieser aber gibt an, daß der im Ruhestadium befindliche Macronucleus die Abschnürung an einer nicht vorher gekennzeichneten Stelle vollziehe. Ein zweiter Unterschied betrifft den Zeitpunk der Abschnürung, die Frage, in welchem Teilungsstadium die Nebenkernanlage erscheint.

Meine Untersuchungen führten im allgemeinen zu einer Bestätigung der Neresheimer'schen Befunde. Wie dieser Autor sah ich nicht chromatische Ansammlungen in Form von Streifen innerhalb des Hauptkernes, dagegen fand ich, zwar nur ganz vereinzelt, Bilder, die auf eine Abschnürung im Anschluß an eine Teilung schließen ließen. In diesen Fällen zeigten sich zwei soeben aus einer Teilung hervorgegangene Hauptkerne noch an den einander zugewendeten Seiten spitz ausgezogen. Auf diesen Spitzen lag je ein wohlabgegrenztes dunkles Klümpchen. Über das Schicksal solcher Körperchen kann ich keine Aufschlüsse geben.

Die große Mehrzahl meiner Präparate der hier in Betracht kommenden Stadien gaben Bilder, welche der Neresheimer'schen Darstellung des Abschnürungsvorganges im wesentlichen entsprechen. Mein reichliches Material ermöglicht es, die Angaben des genannten Autors um manche Einzelheiten zu ergänzen.

In Macronucleen, welche sich im Ruhestadium befanden, sah ich Chromatinanhäufungen in Form eines peripher gelagerten, sehr dunkel gefärbten Körperchens (Fig. 1). In den verschiedenen Sprößlingen zeigte sich der Kern durch diese Ansammlung bald schwächer, bald stärker vorgewölbt. In anderen Fällen befand sich das dunkle Körperchen schon vollständig außerhalb des Macronucleus, mit diesem aber durch eine breite Brücke verbunden (Fig. 2). Wenn der abgeschnürte Körper schon weiter vom Hauptkern entfernt ist, besteht die Verbindung zwischen beiden aus einem hellgefärbten, streifig granulierten Strang (Fig. 3). Manchmal, aber durchaus nicht immer, wie Neresheimer angibt, ist der Verbindungsstrang gekrümmt. Je weiter das Abschnürungsprodukt vom Hauptkern entfernt ist, desto dünner zeigt sich der Verbindungsstrang. Bilder, die nur noch kaum vom Plasma unterscheidbare Reste des Stranges erkennen lassen, gestatten den Schluß, daß er, wenigstens zum größten Teil, vom Plasma resorbiert wird. Das am Hauptkern anhaftende Ende wird wohl in diesen zurückgezogen (Fig. 4). Das Endresultat des Vorganges ist ein dunkelgefärbtes rundliches, isoliert im Plasma

liegendes Körperchen. Der Hauptkern hat inzwischen wieder eine gleichmäßige runde oder etwas längliche Form angenommen (Fig. 5).

Aus der Tatsache, daß ich die verschiedensten Stadien des Abschnürungsvorganges fixiert habe, scheint mir hervorzugehen, daß es sich nicht, wie Neresheimer annahm, um ein „projektilartiges" Herausschleudern eines Chromatinbrockens handelt, sondern um ein allmähliches Abwandern des Körperchens vom Hauptkern. Daß der Weg, den das Abschnürungsprodukt einschlägt, oft gekrümmt ist, wie der Verbindungsstrang anzeigt, muß man vielleicht auf Dichtigkeitsverhältnisse im Plasma zurückführen.

Bezüglich des Teilungsstadiums, in welchem die Abschnürung stattfindet, weichen Clevisch's und Neresheimer's Darstellungen insofern voneinander ab, als jener die Eliminierung des Chromatinklümpchens in einer Cyste mit 64 Teilstücken erfolgen sah, dieser aber zählte nur 2—3 Dutzend Sprößlinge.

Meine Befunde ergeben, daß der Kern in den verschiedensten Stadien mit Ausnahme derjenigen, welche weniger als 4 Teilstücke enthalten, Abschnürungen vollzieht. Er ist sogar, wie wir später sehen werden, imstande, die Abschnürung zu wiederholen. Hier sei nur die Frage erwogen, in welchem Stadium die erste Abschnürung stattfindet. Ich konnte sie nur selten in Cysten mit 4, schon häufiger in solchen mit 8 Sprößlingen, am häufigsten aber in denen mit 16 und 32 Teilstücken konstatieren. In der Regel waren die erstgenannten sehr klein, die folgenden größer, die letztgenannten Cysten am größten. Infolgedessen konnte es vorkommen, daß ein Teilstück einer 4teiligen kleinen Cyste ungefähr die gleiche Größe wie dasjenige einer größeren 16teiligen Cyste hatte.

Wir wollen uns ins Gedächtnis zurückrufen, daß das Ausgangsstadium, d. h. das ungeteilte encystierte Individuum verschieden groß sein kann, da von den sterbenden Wirtstieren Parasiten sehr verschiedener Dimensionen zur Encystierung abwandern.

Die Verhältnisse legen die Vermutung nahe, daß wir die beschriebenen Abschnürungsprozesse in Teilstücken einer bestimmten Größe zu suchen hätten, die, je nach den Massen des Ausgangsindividuums, nach einer geringeren oder größeren Anzahl von Teilungen erreicht wird. Im allgemeinen trifft das Gesagte in der Tat zu, von geringeren Differenzen abgesehen. In meinem Material fand ich die erste Abschnürung vorwiegend in Teilstücken von 80—100 μ im Durchmesser.

Die Umbildung des Abschnürungsproduktes zum Micronucleus habe ich stufenweise an meinem Material verfolgen können. Wenn

noch die Spuren der einstigen Verbindung zwischen Haupt- und Nebenkern zu sehen sind, zeigt sich der Micronucleus ebenso intensiv oder noch etwas dunkler gefärbt als der Macronucleus. Infolgedessen hebt er sich innerhalb des Plasmas stark hervor. Auch später noch, wenn der Micronucleus vollständig isoliert daliegt, von dem Verbindungsstrang zum Macronucleus also nichts mehr wahrzunehmen ist (Fig. 5), findet man den Nebenkern häufig gut gefärbt. Die Chromatinkörnchen liegen in ihm regellos verteilt. Um ihn herum sieht man sehr oft einen hellen vacuolenähnlichen Raum (Fig. 6). Es ist vielleicht ein bei der Fixierung hervorgerufener Schrumpfraum.

Auf anderen Bildern findet man Micronucleen, welche die Farbe in viel geringerem Maße als der Hauptkern angenommen haben; manche erscheinen sogar dermaßen schwach gefärbt, daß man sie sehr leicht im Plasma übersieht und sie nur schwierig finden würde, wenn sie nicht durch die helle umrandende Zone etwas von dem Plasma getrennt wären (Fig. 7). In ihrem Innern sieht man ein feines, ein Netzwerk darstellendes Liningerüst. An den Kreuzungspunkten der Fäden haben sich Chromatinkörnchen abgelagert. Die Form so strukturierter Micronucleen ist oft nicht mehr rund, sondern etwas länglich (Fig. 8).

In noch mehr gestreckten Nebenkernen, die fast schon Spindelform erreicht haben, sehen wir wieder eine andere Struktur. Statt des regelmäßigen Netzwerkes sieht man ein Gewirr von Lininfäden, die zum großen Teil von einem Pol des Kernes zum anderen verlaufen. Auf den Fäden sieht man Chromatinkörnchen liegen (Fig. 9).

An dieses in der äußeren Form schon stark an eine Spindel erinnernde Stadium dürfen wir wohl die Ausgestaltung der typischen Spindel schließen. Wir finden Bilder, die uns die Achromatinfäden mehr oder minder geordnet nebeneinanderliegend zeigen. Die Chromatinkörnchen sieht man auf den Lininfäden aufgereiht liegen, so daß sie bei schwächerer Vergrößerung als einige dunkle Streifchen hervortreten. Zwischen diesen bestehen Verbindungen (Fig. 10), oder sie erscheinen uns (bei geringer Vergrößerung vgl. Abbildg.) in schöner Ordnung, Streifchen neben Streifchen (Fig. 11). Die Chromatinkörnchen bedecken eine längere oder kürzere Strecke der Lininfäden. Häufig sieht man in diesen Stadien einen oder beide Pole der Spindel aufgehellt. Schließlich haben sich die Chromatinkörnchen nach dem Äquator hin konzentriert und repräsentieren sich als chromosomenähnliche Körperchen. Die Zahl der Chromosomen ließ sich nicht mit absoluter Sicherheit feststellen, allem Anscheine nach sind es sechs. Einigermaßen klare Präparate sind in

Fig. 11 u. 12 wiedergegeben. Die letzte zeigt ein wohl noch nicht ganz fertig ausgebildetes Äquatorialplattenstadium in starker Vergrößerung. Die achromatischen Fäden sind untereinander verbunden und verlaufen streckenweise zu zweien dicht nebeneinander. Einige Chromosomen scheinen von zwei Fäden gehalten zu werden.

Von dem weiteren Verhalten des Micronucleus gab Clevisch eine kurze Darstellung. Er fand Bilder, welche die beiden Chromosomentochterplatten in größerem oder geringerem Abstande von den Polspindeln zeigten, und andere, die zwei eben aus der Teilung hervorgegangene, noch durch einen dünnen Faden in Verbindung stehende Micronucleen aufwiesen. Während der Teilung des Micronucleus bereitet sich der Hauptkern zur Durchschnürung vor. Clevisch konstatierte, daß die neuen Nebenkerne schon fertig ausgebildet seien, wenn der Macronucleus erst die Hantelform erreicht hat.

Auf Grund meines Materials lassen sich Clevisch's Befunde bestätigen und erweitern. Ich erhielt Bilder vieler Stufen der Nebenkernmitose, die klarsten in Cysten, bei denen die große Zahl und geringe Größe der Teilstücke darauf hinwiesen, daß schon eine beträchtliche Anzahl von Teilungen stattgefunden habe. Da die Micronucleusteilungen dieser späteren Stadien, soweit sich aus meinen Präparaten schließen läßt, nicht anders als die früheren verlaufen, können wir sie der Darstellung aller Nebenkernteilungen (mit Ausschluß der Reifeteilungen) zugrunde legen (vgl. Größe Fig. 11 u. 16).

Fig. 16 gibt ein Äquatorialplattenstadium des Micronucleus in einem kleineren Sprößling wieder. Die Chromosomen liegen so dicht aneinander, daß man keine deutlichen Abgrenzungen wahrnehmen kann. In welcher Weise, ob durch Längs- oder Querspaltung, sich die Chromosomen teilen, ließ sich nicht feststellen. Die Abwanderung der Tochterplatten zu den Polen vollzieht sich in der von anderen Infusorien her bekannten Weise (Fig. 17). Haben sich die Tochterplatten den Polen genähert, so hellt sich die äquatoriale Partie der Spindel auf und schnürt sich ein. Die folgenden Stadien bieten gleichfalls bekannte Erscheinungen (Fig. 18 u. 19).

Inzwischen ist auch der Macronucleus zur Teilung geschritten. Die ersten Anzeichen der Einschnürung machen sich meist bemerkbar, wenn der Nebenkern gerade die Äquatorialplatte gebildet hat, manchmal sogar noch früher; es kommt aber auch vor, daß der Hauptkern sich erst in die Länge gestreckt und noch nicht eingeschnürt hat, wenn der Micronucleus schon Chromosomentochterplatten zeigt (Fig. 17). Im allgemeinen ergibt sich, daß Macronucleus und Plasma dem Micronucleus bald etwas früher, bald etwas später in der Teilung folgen.

Die eben aus der Teilung hervorgegangenen, noch an der einen Seite länglich ausgezogenen, daher birnförmigen Micronucleen zeigen eine undeutliche streifige Struktur (Fig. 19). Haben sie sich abgerundet, so sieht man im Innern das Chromatin in Form unregelmäßiger Streifen oder gekrümmter Fäden (Fig. 20). Dieser Zustand scheint ein Ruhestadium darzustellen.

Über die Umbildungen eines Micronucleus, der aus einer Teilung hervorgegangen ist, zur nächsten Teilungsspindel gewann ich durch einen glücklichen Zufall Klarheit. Es fanden sich in den verschiedenen Sprößlingen der gleichen Cyste erstens die eben beschriebenen rundlichen Micronucleen, zweitens etwas längliche mit undeutlichen Streifen (Fig. 13), drittens solche mit deutlichen Längsstreifen und viertens auch einige, die dem Äquatorialplattenstadium nahe standen (Fig. 14 u. 15).

Um die Darstellung klar zu gestalten, habe ich im vorstehenden eine Tatsache, welche die Nebenkernverhältnisse bei *Ichthyophthirius* außerordentlich kompliziert, außer Betracht gelassen; dies ist die von den bisherigen Autoren übersehene Wiederholung der Abschnürungen vom Macronucleus.

Man trifft gar nicht selten neben einem Abschnürungsprodukt, das schon auf dem Wege zur Micronucleusbildung steht oder bereits eine typische Spindel darstellt, den Hauptkern bei einer neuen Abschnürung an, oder man findet die zweite Abschnürung sogar beendet (Fig. 11). Mannigfaltige Bilder ergeben, daß der ersten Abschnürung eine zweite in geringerem oder größerem Abstande folgen kann.

Es ergibt sich hiermit die sehr schwierige Frage, welchen Charakter die zweite Abschnürung hat. Nur in wenigen Fällen kann man mit Bestimmtheit erkennen, ob man zwei aus einer Teilung eines einzigen hervorgegangene Micronucleen oder zwei Abschnürungsprodukte vor sich hat. Zeigt der Hauptkern noch Spuren einer Abschnürung, so ist die Entscheidung leicht, auch wenn die beiden micronucleusähnlichen Gebilde sehr verschieden sind, der eine z. B. dunkel gefärbt und ziemlich kompakt, der andere dagegen hell und fein strukturiert ist (Fig. 8), oder wenn der eine das Chromatin diffus, der andere es in Streifen angeordnet zeigt (Fig. 23), ist jeder Zweifel ausgeschlossen. Derartige Bilder lassen auch erkennen, daß der zweite Abschnürungskörper wie der erste sich oft in einem vacuolenartigen Raum befindet.

Ich halte es nicht für ausgeschlossen, daß er denselben Entwicklungsgang wie der erste Abschnürungskörper durchmachen kann,

so daß in einem Sprößling zwei Micronucleen entstünden. Bei der nächsten Teilung des Sprößlings könnte vielleicht je einer der Micronucleen in eine der Hälften übergeführt werden und dort die Funktion eines echten Nebenkernes übernehmen. Mit dieser Auffassung ließen sich Bilder, wie in Fig. 21 u. 22 dargestellt, gut vereinigen. Dort sehen wir, innerhalb eines in der Teilung begriffenen Sprößlings, zwei nicht ganz gleichartige Micronucleen.

Aber auch mit der zweiten Abschnürung erlischt die Fähigkeit des Kernes, Portionen seiner Substanz abzuschnüren, nicht. Fig. 23 lehrt, daß drei Abschnürungskörper entstehen können, bevor sich der Sprößling wieder teilt. Die Produkte einer solchen Abschnürung ließen sich in vielen Fällen nachweisen, aber stets repräsentierten sie sich als Körper, die wie der Macronucleus oder noch dunkler gefärbt sind. Nie fand ich sie in einem der Umbildungsstadien der Spindel. Dagegen treten sie oft in ungleichmäßigen Formen auf, die den Eindruck degenerierender Körper erwecken. Ich glaube deshalb schließen zu dürfen, daß eine dritte Abschnürung in der Regel keinen Micronucleus ergibt.

Mehr als drei Abschnürungen in einem Sprößling habe ich nicht gefunden. Es scheint also der Macronucleus, bevor er wieder zur Teilung schreitet, nicht mehr neue Körperchen abzustoßen. Dagegen ließ sich feststellen, daß der Hauptkern nicht nur in den besprochenen größeren Sprößlingen, sondern auch in bedeutend kleineren Stadien, also nach Verlauf weiterer Teilungen, Abschnürungen vollzieht. Die Größe dieser Abschnürungsprodukte ist sehr verschieden. Sie haben mitunter den zwei- und dreifachen Umfang des Nebenkernes, sind aber manchmal kaum halb so groß wie dieser. Bilder, die auf eine Weiterentwicklung solcher Körper schließen lassen, fand ich nirgends, dagegen zeigten sich häufig ganz unregelmäßig geformte, kompakte, winzige Bröckchen, die sehr wohl als degenerierte Abschnürungskörper gedeutet werden können (Fig. 15—17). Merkwürdig sind auch Fälle, wo zu gleicher Zeit zwei Körperchen abgeschnürt werden (Fig. 24).

Wir haben also gesehen, daß sich aus einer frühzeitigen Abschnürung des Hauptkernes ein Micronucleus entwickelt, der bei den späteren Teilungen in Tätigkeit tritt. Der Hauptkern schnürt außerdem in sehr verschiedenen Stadien Körperchen ab, die allem Anschein nach degenerieren. Sie sind vielleicht als rudimentäre Nebenkerne zu deuten.

Reifung und Befruchtung.

Die geschlechtlichen Vorgänge bei *Ichthyophthirius* sind von Clevisch nicht beschrieben worden. Der Autor nahm an, daß nach einer Teilung, die vom 128er zum 256er Stadium hinüberführt, die Entwicklung innerhalb der Cyste ihr Ende erreicht habe. Der Hauptkern bilde keine Hufeisenform mehr, sondern runde sich nach der letzten Teilung ab, strecke sich in die Länge und nehme „normale Form" an. Der Nebenkern „ordnet", wie Clevisch sagt, „seine Substanzen und nimmt ovale Gestalt an, jene Form, die für die jungen Individuen bezeichnend ist". Der Nebenkern habe offenbar eine bestimmte Lage; Clevisch fand ihn in den meisten Fällen „nahe der Peripherie".

Dieser wohl auf Grund einer sehr geringen Anzahl von Präparaten aufgebauten Darstellung widersprechen Neresheimer's Angaben durchaus. Sie beweisen, daß eine Reihe sehr wichtiger Stadien von Clevisch unbeobachtet blieb.

Neresheimer kam zu dem Schluß, daß durch fortgesetzte Teilungen unter Anteilnahme des Micronucleus in der Cyste kuglige Individuen von etwa 40 μ im Durchmesser entstünden. In diesen Teilstücken gehe der Nebenkern neuerdings in Spindelform über; durch zweimalige Teilung würden 4 Micronucleen gebildet; diese träten zunächst in ein Ruhestadium ein. Allmählich verfielen 3 davon der Degeneration, der vierte bilde von neuem eine Spindel und ergäbe 2 Geschlechtskerne. Neresheimer glaubt also, einen Reifungsprozeß, wie er in der Regel bei anderen Infusorien zu finden ist, festgestellt zu haben. Nach den Reifungsprozessen verlassen, wie Neresheimer annimmt, die Sprößlinge die Cyste. Der Autor fand ausgeschwärmte Tiere mit 1 und solche mit 2 gereiften Geschlechtskernen.

Anfangs zweifelte Neresheimer nicht daran, daß unter den ausgeschlüpften Individuen Conjugationen erfolgen würden. Aber er fand in den Uhrschälchen, in denen er das Ausschlüpfen der Sprößlinge verschiedener Cysten beobachtete, nie Befruchtungsvorgänge. Ebenso erfolglos blieb der Versuch, auf kleinen Fischen oder Flossenteilen eine Conjugation neu eingewanderter Schmarotzer zu verfolgen. Schließlich suchte Neresheimer nach einer Conjugation innerhalb der Cyste, aber wiederum vergebens. Dagegen fand er in den jungen Parasiten Vorgänge, die er als autogame Kernverschmelzungen deutete. Er konstatierte, daß in den jungen Schmarotzern, die sich erst vor kurzem auf den Fischen angesiedelt hatten,

1 Haupt- und 2 Nebenkerne vorhanden seien. Die Micronucleen lägen auf beiden Seiten des Macronucleus oder aber auf der gleichen Seite, oft in geringer Entfernung voneinander. Schließlich würden sie verschmelzen, ohne dabei in Spindelform überzugehen.

Es blieb vor allem die Frage offen, ob dem Autor vielleicht doch eine Conjugation entgangen sei. Da aber beim Experiment die günstigsten Bedingungen für eine Conjugation vorlagen und ein solcher Vorgang trotzdem nicht eintrat, glaubte Neresheimer auf eine autogame Befruchtung schließen zu dürfen.

Meine Befunde haben die Richtigkeit dieses Schlusses erwiesen. Ich erhielt Bilder, die es außer Zweifel stellen, daß bei *Ichthyophthirius* eine Selbstbefruchtung eintritt. Dagegen kann ich Neresheimer's Darstellung der Reifungsvorgänge nicht bestätigen. Leider ist es auch mir nicht gelungen, vollständige Klarheit über diese Vorgänge zu gewinnen. Die Verhältnisse sind bedeutend komplizierter, als Neresheimer annahm, dadurch, daß der Macronucleus auch in späteren Stadien Abschnürungen vollzieht. Dieser Umstand bringt die Gefahr mit sich, daß wir abgeschnürte micronucleusähnliche Körper mit echten Nebenkernen verwechseln. Neresheimer scheint sich, nach seinen Abbildungen zu urteilen, in der Tat getäuscht zu haben. In seinen Fig. 17a—e (1908) scheinen mir nur jeweils die als Spindeln und als große hellgefärbte Nebenkerne wiedergegebenen Körper für Micronucleen erklärt werden zu können.

Für die Beurteilung der komplizierten Verhältnisse wurden am wichtigsten jene Cysten, welche in den einzelnen Teilstücken verschiedene Micronucleusverhältnisse aufweisen, so vor allem eine Cyste, deren Sprößlinge teils 1, teils 2 und teils 4 Nebenkerne besitzen. In denjenigen Teilstücken der Cyste, die nur 1 Micronucleus aufweisen, zeigt dieser Spindelstruktur, und zwar sind verschiedene Stadien vertreten. In einigen Fällen ist das Äquatorialplattenstadium noch nicht erreicht, in anderen lassen sich die Chromosomentochterplatten erkennen (Fig. 25). Die Sprößlinge mit 2 Micronucleen repräsentieren ebenfalls verschiedene Stadien, z. B. 2 Nebenkerne, die noch Reste ihres früheren Verbindungsstranges erkennen lassen, also eben erst aus einer Teilung hervorgegangen sind (Fig. 27), oder 2 Micronucleen, deren langgestreckte Spindelform die beginnende, zu 4 Nebenkernen führende Mitose verrät (Fig. 29). In dem in Fig. 30 abgebildeten Sprößling sind bereits 4 Nebenkerne gebildet. Wir sehen 2 längliche, 1 annähernd und 1 vollständig runden Micronucleus. Die 2 ersten sind gestreift, die beiden anderen haben eine

undeutliche Struktur, von der sich gekrümmte chromatische Fäden hervorheben.

Im Zusammenhang mit den Verhältnissen in der eben beschriebenen Cyste wollen wir alle die unter meinem Material häufigen Fälle beurteilen, wo sich innerhalb eines Sprößlings neben einem im Ruhestadium befindlichen Hauptkern der Nebenkern in einem weit vorgeschrittenen Teilungsstadium befindet (Fig. 25), oder wo eben 2 Micronucleen aus einer Teilung hervorgegangen sind (Fig. 26), und endlich, wo sich 2 fertig ausgebildete Nebenkerne zeigen (Fig. 28). Für diese Fälle anzunehmen, daß es sich um die im vorigen Kapitel beschriebenen Teilungen (von Mi- und Macronucleus) handele, bei denen sich der Hauptkern ausnahmsweise spät noch durchschnüren wird, scheint mir nicht begründet. Vielmehr scheinen mir alle diese Fälle so gedeutet werden zu müssen, daß sie den Beginn jener Entwicklung darstellen, die zur Bildung von 4 Nebenkernen führt, wie wir sie in der oben beschriebenen Cyste gefunden haben.

Schwieriger zu beurteilen sind die Verhältnisse in einer weiteren Cyste mit Sprößlingen verschiedener Stadien. Einige der Teilstücke enthalten 2 langgestreckte Nebenkernspindeln (Fig. 31), andere sind durch den Besitz von 4 Micronucleen ausgezeichnet. In einem dieser Fälle liegen je 2 von den 4 derart vereint, daß ihre Spitzen ineinander übergehen (Fig. 32), als wären sie eben aus einer Teilung hervorgegangen; in einigen anderen sind alle 4 vollkommen getrennt (Fig. 33). In den weitaus meisten Teilstücken der Cysten zeigen sich nur 2 Kerne. Sie sind etwas langgestreckt (kurze Spindeln) oder rund. Auffälligerweise liegen die beiden Micronucleen in fast allen Sprößlingen nahe beieinander, so daß sie sich vielfach gegenseitig berühren (Fig. 35—37). Schon auf den ersten Blick erweckt die paarweise Aneinanderlagerung den Eindruck, daß die 2 Micronucleen Geschlechtskerne sind, welche kurz vor der Verschmelzung stehen. Diese Annahme finden wir dadurch bestätigt, daß in einigen Sprößlingen der Cyste nur 1 Micronucleus zu finden ist und dieser durch seine Form zeigt, daß er aus der Verschmelzung von 2 hervorgegangen ist (Fig. 38).

Es liegt nahe, die Verhältnisse so zu deuten: die Nebenkerne haben 2 Teilungen erfahren; von den 4 Teilprodukten sind 2 miteinander zum Syncaryon verschmolzen; die 2 übrigen wären dann den Richtungskörperchen zu vergleichen.

Hier ist eine Schwierigkeit gegeben: In dem bei Infusorien gewöhnlichen Verlauf der Reifungsteilungen gehen von den 4 Teilungsprodukten des Nebenkernes 3 zugrunde. Man findet sie einige Zeit

noch als starkgefärbte, allmählich der Resorption anheimfallende Körperchen. Neresheimer glaubte solche degenerierenden Richtungskörperchen gefunden zu haben. Allein er hat, wie ich schon bemerkte, außer acht gelassen, daß der Hauptkern immer wieder Abschnürungen vollzieht, und scheint in Reduktion befindliche Abschnürungsprodukte für degenerierende Micronucleen gehalten zu haben.

Ich habe mich bemüht, Gebilde zu finden, die sich durch ihre Form mit Sicherheit als degenerierende Micronucleen erweisen. Leider gelang es mir nur, in einem einzigen Teilstück der besprochenen Cyste ein günstiges Bild zu finden (Fig. 34). In diesem Falle sind von 4 Micronucleen eines Sprößlings 2 so strukturiert, wie es für den normalen Nebenkern bei *Ichthyophthirius* typisch ist, sie sind heller als das umgebende Plasma und gestreift. Die beiden anderen dagegen sind wesentlich dunkler als das Plasma gefärbt und kompakt. Diese scheinen mir als degenerierende Micronucleen, Reduktionskörper, gedeutet werden zu müssen. Wir wollen uns an dieser Stelle auch der 4 Micronuccleen erinnern, welche sich in der zuvor besprochenen Cyste befanden (Fig. 30). Dort waren 2 gestreift, während die beiden übrigen eine undeutliche Struktur hatten. Vielleicht standen diese im Moment der Fixierung im ersten Stadium der Degeneration.

Die auffällige Tatsache, daß in den vielen Teilstücken in der Cyste, welche 2 nebeneinander liegende Micronucleen zeigen, keine degenerierenden Richtungskörper zu finden sind, kann man vielleicht damit erklären, daß die Degeneration sehr schnell vorwärts schreitet, so daß die Richtungskörper schon verschwunden sind, wenn die Geschlechtskerne zur Verschmelzung übergehen.

Diese Deutung durch positive Befunde zu stützen, vermag ich nicht. Und so bleibt in der Erklärung der Verhältnisse, die wir in der besprochenen Cyste gefunden haben, eine gewisse Lücke. Wir wollen deshalb die Möglichkeit einer anderen Auslegung der Befunde in Betracht ziehen. Es sei angenommen, die Teilstücke mit 1 Micronucleus seien nicht, wie ich sie vorher gedeutet habe, das älteste der vorliegenden Stadien, sondern das jüngste, mit anderen Worten, die unpaar daliegenden Micronucleen (Fig. 38) seien nicht Syncaryen, sondern Nebenkerne, aus denen sich erst 2 (Fig. 35, 36, 31), dann 4 Micronucleen (Fig. 32, 33) entwickeln werden. Damit ergibt sich aber die Schwierigkeit, daß die eigentümliche, an 2 zum Teil verschmolzene Kügelchen erinnernde Form des unpaaren Micronucleus und die häufige nahe Aneinanderlagerung von je 2 Kernen in anderen

Teilstücken keine Erklärung findet. Wir werden die Deutung fallen lassen müssen, wenn wir die Befunde in anderen Cysten berücksichtigen. In einer beträchtlichen Zahl von Cysten fand ich ähnliche, einzeln in einem Sprößling liegende Micronucleen, deren Form es außer Zweifel stellt, daß sie aus der Verschmelzung von 2 Kernen hervorgegangen sind. Häufig vertreten sind Nebenkerne von der Form einer gedrungenen 8 (Fig. 39), in deren Innern man unregelmäßig geformte Chromatinfäden sieht. Diese Syncaryen scheinen mir dadurch entstanden zu sein, daß 2 runde Micronucleen sich aneinanderlegten und an der Berührungsstelle verschmolzen. Oder es legten sich 2 Spindeln aneinander und rundeten sich ab. Gleichfalls nicht selten fand ich die in Fig. 40 abgebildete vierzipflige Gestalt. Sie ist wohl aus der teilweisen Verschmelzung von 2 spindelförmigen Kernen hervorgegangen, die sich längsseitig aneinandergelegt hatten. Die Struktur dieser vierzifligen Syncaryen ist streifig. Andere Syncaryen zeigen nur 2 Zipfel (Fig. 41) an dem einen Pol und sind am anderen annähernd rund. In diesen Fällen sind die spindelförmigen Copulanten wohl in der Stellung verschmolzen, die uns Fig. 36 wiedergibt.

Daß sowohl rundliche wie längliche Kerne verschmelzen, ist keine Besonderheit des *Ichthyophthirius*. Diese Erscheinung finden wir auch bei *Carchesium polypinum* L. (Popoff), *Didinium nasutum* O. F. M. (Prandtl), *Paramaecium bursaria* Focke (Hamburger) u. a. m.

Die frischgebildeten Syncaryen lassen sich also leicht an ihren eigenartigen Formen erkennen. Außerdem zeichnen sie sich durch besondere Größe gegenüber den vor der Befruchtung stehenden Nebenkernen aus. An dem bedeutenden Umfang sind sie auch noch erkennbar, wenn sie sich abgerundet haben und in den Ruhezustand übergegangen sind. Das Ruhestadium zeigt eine typische, schön ausgebildete Netzstruktur (Fig. 42). Es bieten sich also alle Übergänge von der Aneinanderlagerung zweier Geschlechtskerne bis zum charakteristischen Syncaryon.

Fassen wir die Resultate des vorstehenden Kapitels kurz zusammen: Innerhalb eines Sprößlings entstehen aus 1 Nebenkern durch Teilung 2, dann 4. Von diesen 4 degenerieren 2 als Richtungskörper, während die beiden anderen verschmelzen.

Vielleicht wird mir der Einwand gemacht werden, ich könne eine Conjugation von Sprößlingen innerhalb der Cyste übersehen haben. Viel Wahrscheinlichkeit hat diese Vermutung nicht für sich; denn es ist kaum anzunehmen, daß sich zufällig unter meinem Material kein einziges Bild irgend eines Stadiums des Micronucleus-

austausches zwischen zwei Sprößlingen befand. Aber wenn mir auch tatsächlich ein derartiger Prozeß entgangen sein sollte, bleibt doch die Tatsache bestehen, daß die Befruchtungsvorgänge innerhalb der Cyste eintreten können, also eine autogame Befruchtung, wenn auch im weiteren Sinne des Wortes, eine Geschwisterbefruchtung, stattfindet.

Es bleibt übrig zu erörtern, in welchem Gesamtteilungsstadium innerhalb der Cyste, d. h. nach Verlauf von wieviel Teilungen — eine bestimmte Größe des Ausgangsindividuums vorausgesetzt — die geschlechtlichen Vorgänge eintreten. Dies kann ich ebensowenig bestimmt angeben, wie den Zeitpunkt der ersten Abschnürung vom Macronucleus und der sich daran zunächst anschließenden Erscheinungen. In der Größe der betreffenden Teilstücke fand ich ziemlich wesentliche Verschiedenheiten. Stadien der Kernverschmelzung fand ich z. B. in Sprößlingen von über 40 μ Länge bei über 30 μ Breite, aber auch in solchen von ca. 21 μ Länge bei 20 μ Breite. Die Mehrzahl der hier in Betracht kommenden Teilstücke war 30—40 μ lang und 20—30 μ breit. Die runden Sprößlinge hatten vorwiegend ca. 30—40 μ im Durchmesser. Der aus 40 Sprößlingen berechnete Durchschnitt ergab für die Länge des Teilstückes 36,5 μ, für die Breite 28,2 μ.

Vergleichen wir diese Maße mit den Größenangaben Neresheimer's, so finden wir, daß der Autor die Geschlechtsprozesse in etwas größeren Sprößlingen beobachtet hat, nämlich in solchen, die „etwa 40 μ Durchmesser" hatten. Man darf wohl annehmen, daß diese Differenz unerheblich ist.

In den wesentlichen Punkten — die Reifungsteilungen ausgeschlossen — herrscht zwischen Neresheimer's und meinen Angaben Übereinstimmung. Besonders wichtig ist, daß wir beide eine Verschmelzung zweier Micronucleen feststellten. Daß Neresheimer die gleichen Vorgänge, die ich innerhalb der Cyste antraf, in Sprößlingen, die der Hülle schon entschlüpft waren, verfolgte, ist nicht auffallend, wenn man berücksichtigt, daß die Cysten in sehr verschiedenen Stadien platzen. Ein Beispiel für eine frühzeitige Zerstörung der Hülle lieferte mir eine Cyste mit ca. 64 Sprößlingen von 50—60 μ. Ich fixierte sie sofort nach dem Zerplatzen. Die Micronucleen standen, ihrer Form nach zu urteilen, noch vor den geschlechtlichen Teilungen. In einem Falle fand ich auch wie Neresheimer auf einer Fischflosse junge Schmarotzer mit 2 Nebenkernen. Sonst sah ich nur Individuen mit 1 oder ohne jeden Nebenkern.

Die metagamen Vorgänge.

Die der Cyste entschlüpfenden Sprößlinge zeigen meistens einen Nebenkern. Bei den schon einige Zeit schmarotzenden Individuen ist dieser nicht mehr zu finden. Diese eigentümliche Tatsache erklärte Neresheimer damit, daß der Nebenkern in den Hauptkern einwandere.

Wir haben in der Einleitung des vorigen Kapitels erfahren, daß Neresheimer Stadien der Syncaryonbildung in schon der Cyste entschlüpften Sprößlingen fand. Dieses Syncaryon, so gibt der Autor an, bildet sich zu einer Spindel um, nähert sich in dieser Form dem Hauptkern und dringt schließlich in ihn hinein. Hier ist es noch eine Zeitlang „nach Art eines Caryosoms" sichtbar. Bei etwas älteren Individuen ist der Kleinkern spurlos verschwunden.

Im wesentlichen fand ich diese Angaben bestätigt. In den meisten Präparaten ganz junger Schmarotzer sah ich den Micronucleus in einigem Abstand vom Hauptkern, in dessen Nähe oder ihm unmittelbar anliegend. In einem Falle schien der Hauptkern an einer Stelle ein wenig aufgespalten, in der Spalte lag der Nebenkern. Häufig befand der Micronucleus sich innerhalb eines vacuolenartigen Raumes inmitten des runden oder ovalen Macronucleus. In größeren Individuen mit langgestrecktem oder hufeisenartigem Hauptkern war kein Micronucleus mehr zu sehen. Vergeblich suchte ich nach Umwandlungsprozessen im Hauptkern, in dem der Micronucleus verschwunden war. Davon ließ sich jedoch nirgends etwas wahrnehmen. Das Wachstum des Hauptkerns und des Protoplasmas, das wohl schon mit Beginn des parasitischen Lebens eintritt, setzt sich ohne wahrnehmbaren Unterschied fort.

Nur in einem Punkte stimmen meine Beobachtungen nicht mit den Neresheimer'schen überein: Die Form der Micronucleen, sowohl der isoliert im Plasma liegenden wie der in der Nähe des Hauptkernes befindlichen oder in diesen eindringenden, war bei meinem Material nur in wenigen Fällen spindelförmig, sondern meistens rund. Es ist also nicht die Regel, daß aus dem Syncaryon eine Spindel wird und es in dieser Form in den Hauptkern eindringt.

Die Einwanderung des Neben- in den Hauptkern konnte ich aber auch außer in den jungen parasitierenden Ichthyophthirien in Sprößlingen, die noch von der Cyste umhüllt waren, konstatieren.

In einer geringen Cystenzahl (10) konnte ich in den recht kleinen Teilstücken keine Micronucleen finden. Ich mußte also annehmen, daß die Nebenkerne entweder zurückgebildet worden seien, vielleicht

infolge eines pathologischen Zustandes in den Cysten, oder aber, daß sie schon auf diesem Stadium in den Macronucleus eingewandert seien.

Reste degenerierender Micronucleen fanden sich nicht, dagegen wohl Bilder, die auf eine Einwanderung des Neben- in den Hauptkern schließen lassen. In Fig. 43 sehen wir den Neben- hart am Hauptkern, Fig. 44 zeigt den Micro- im Macronucleus; es scheint sogar noch eine vom Innern des Hauptkernes in das Plasma führende Spalte vorhanden zu sein, jedoch halte ich es nicht für ausgeschlossen, daß hier eine zufällige mechanische Verletzung vorliegt. Fig. 45 gibt einen der öfters angetroffenen Fälle wieder, wo der Micronucleus deutlich in einem Hof innerhalb des Kauptkernes sichtbar ist. Ich betone, daß ich Total- und Schnittpräparate dieser Stadien durchgesehen habe, eine optische Täuschung also ausgeschlossen ist.

Bei einem Vergleich der Abbildungen fällt uns auf, daß die Sprößlinge, in denen die Geschlechtsprozesse zu sehen sind (Fig. 25 bis 30 u. 42) bedeutend größer sind als diejenigen, welche Stadien des Einwanderungsprozesses von Micro- in Macronucleus zeigen (Fig. 43—45). Dieser Größenunterschied läßt vermuten, daß es noch nach der Nebenkernverschmelzung zu Teilungen der in der Cyste befindlichen Individuen kommt. Wir wollen deshalb versuchen, mit Hilfe von Messungen der Sprößlinge aus den betreffenden Stadien Klarheit zu gewinnen.

Es wurde eine große Menge von Cysten möglichst spät nach Beginn der Teilungen fixiert, wenn schon die bedeutende Zahl und zunehmende Beweglichkeit der Sprößlinge darauf deuteten, daß die Sprengung der Cyste bevorstehe. Auf diese Weise gewann ich diejenigen Stadien, die man als die normalen Endprodukte der Teilungen innerhalb der Cyste ansehen kann. Diese Sprößlinge besitzen mit wenigen Ausnahmen, welche ich später erörtern werde, 1 Micronucleus. Er ist meist rund und hat die Struktur des im Ruhestadium befindlichen Syncaryon, seltener zeigt er sich spindelförmig gestreift. Der Macronucleus ist von runder, ovaler, manchmal sogar ausgesprochen länglicher Form. Die Messungen dieser Sprößlinge ergaben recht verschiedene Resultate. Ich fand alle Abstufungen von 25 – 35 μ für die Länge und 19—26 μ für die Breite. Die Durchschnittsberechnung ergab für die Länge 27 μ, für die Breite 23 μ.

Wenn wir diese Maße mit denen vergleichen, welche ich auf S. 31 für die Sprößlinge aus dem Stadium der Geschlechtsvorgänge angab, so können wir nur folgern, daß wahrscheinlich eine metagame Teilung in den Fällen eintritt, wo der Sprößling, in dem die Be-

fruchtung stattfindet, relativ groß ist, daß sie aber unterbleibt, wenn das Teilstück, in dem es zur Geschlechtskernverschmelzung kommt, relativ klein ist.

Für die Richtigkeit dieser Annahme spricht ein Befund in einem speziellen Falle. In einer Cyste lagen die Micronucleusverhältnisse so, daß sich mit einiger Sicherheit auf eine metagame Teilung schließen ließ. In den meisten der 40 : 30 μ großen Teilstücke der Cyste zeigten sich die Micronucleen als typische Syncaryen, die einen waren eben durch eine Verschmelzung entstanden und hatten noch unregelmäßige Formen, wie ich sie oben beschrieben habe, die anderen waren schon älter und abgerundet, in den übrigen Sprößlingen fanden sich Spindeln und zwar im Äquatorialplattenstadium befindliche und jüngere. Da es wohl kaum anzunehmen ist, daß die Spindeln viel jünger als die Syncaryen sind und sich aus ihnen erst durch 2 Teilungen die reifen Kerne entwickeln werden, muß man wohl folgern, daß sich die Spindeln aus den Syncaryen entwickelt haben und daß sie eine metagame Teilung des Sprößlings vorbereiten.

Schließlich habe ich noch einige sehr seltene Fälle zu erwähnen, wo es durch zweifellos metagame Teilungen zur Bildung ganz ungewöhnlich kleiner Teilstücke gekommen ist. Ich fand z. B. in einer Cyste neben Sprößlingen von der Größe, die wir in der Regel in den späten Stadien antreffen (vgl. S. 33), noch ungefähr um die Hälfte kleinere. Außerdem fanden sich Teilungsstadien vor, welche die Entstehung der kleineren aus den größeren Stadien zeigten (Fig. 49).

Schwierigkeiten bieten nur die Micronucleusverhältnisse in dieser Cyste. Die größeren Sprößlinge besitzen zum Teil 1, zum Teil 2 Micronucleen (Fig. 46 u. 47). In den kleineren, auch den eben aus der Teilung hervorgehenden (Fig. 49), ist kein Nebenkern zu ermitteln. Dieses Verhalten läßt verschiedene Deutungen zu.

Zunächst können wir annehmen, daß die micronucleusfreien Sprößlinge nur von den mit 1 Nebenkern versehenen herzuleiten sind und der Micronucleus vor der Teilung des Sprößlings in den Macronucleus eingewandert ist. In denjenigen Sprößlingen aber, wo wir 2 Nebenkerne finden, ist es nochmals zur Micronucleusteilung gekommen; der Hauptkern wird sich erst später durchschnüren. Von den entstehenden Sprößlingen erhält jeder einen der beiden Micronucleen. Daß solche kleineren Sprößlinge mit 1 Micronucleus nicht zu sehen sind, wäre als Zufall zu erklären.

Oder wir betrachten die 3 Sprößlingsformen als Stadien einer regelmäßigen Entwicklungsreihe: Aus 1 Micronucleus gehen durch

Teilung 2 hervor, noch bevor der Macronucleus zur Teilung schreitet. Wenn die Teilung des Sprößlings beendet ist, sind die Nebenkerne schon in den Hauptkern eingewandert. Für die Einwanderung bestehen zwei Möglichkeiten: Entweder gelangt je 1 Micronucleus bei der Teilung des Sprößlings in eine der Hälften und dringt dort in den Hauptkern ein, noch ehe dieser die Teilung vollständig beendet hat, oder die beiden Micronucleen wandern schon vor der Teilung des Hauptkernes in diesen hinein. Gegen die erste Annahme sprechen Befunde aus anderen Cysten. Dort treffen wir im Beginne der Teilung stehende Sprößlinge schon ohne Micronucleus an (Fig. 48). Gegen die zweite Annahme habe ich keine Bedenken. Es ließe sich auch gut vorstellen, daß die 2 Micronucleen derart in den Hauptkern wandern, daß bei der folgenden Teilung jede seiner Hälften einen derselben enthält.

Ich halte es aber auch nicht für ausgeschlossen, daß die Befunde gänzlich anders gedeutet werden müssen. Die Durchschnittsgröße der Teilstücke mit 1 oder 2 Micronucleen beträgt 25 : 20 μ, sie ist also nicht geringer als mancher Sprößling des Befruchtungsstadiums. Demnach bestände die Möglichkeit, daß die einzeln im Teilstück vorhandenen Micronucleen Syncaryen sind, die paarig auftretenden aber noch vor der Verschmelzung stehende Kerne. Daß keine Bilder aus dem Verlauf einer Copulation zu sehen sind, müßte als Zufall erklärt werden; zumal auch nur wenige Teilstücke mit 2 Nebenkernen vorliegen, wäre dies nicht gänzlich von der Hand zu weisen. Wir müßten weiterhin annehmen, daß die paarigen Micronucleen noch zu Syncaryen verschmelzen, diese in die Hauptkerne einwandern und Teilungen von Macronucleus und Plasma folgen werden.

Für welche Deutung wir uns auch entscheiden, als Resultat ergibt sich, daß metagame Teilungen vorkommen.

Nachträglich seien die Micronucleusverhältnisse bei *Ichthyophthirius* noch mit den bei *Leucophrys patula* Ehrbg. herrschenden verglichen. Dieses ciliate Infusor zeichnet sich durch einen Dimorphismus aus. Bei der kleineren der beiden Formen fehlt nach v. Prowazek (1909) vielfach der Micronucleus; „er scheint in das Innere des Macronucleus einzudringen“. Die Abbildungen, welche v. Prowazek gibt, erinnern stark an die Einwanderung des Nebenin den Hauptkern bei *Ichthyophthirius*.

Der Zeugungskreis des *Ichthyophthirius.*

Zum Schluß sei der Zeugungskreis unseres Infusors nochmals, mit Hilfe eines Schemas, dargestellt (Textfig. A). Fig. 1 zeigt die Form des erwachsenen Parasiten. Fig. 2 stellt die Encystierung

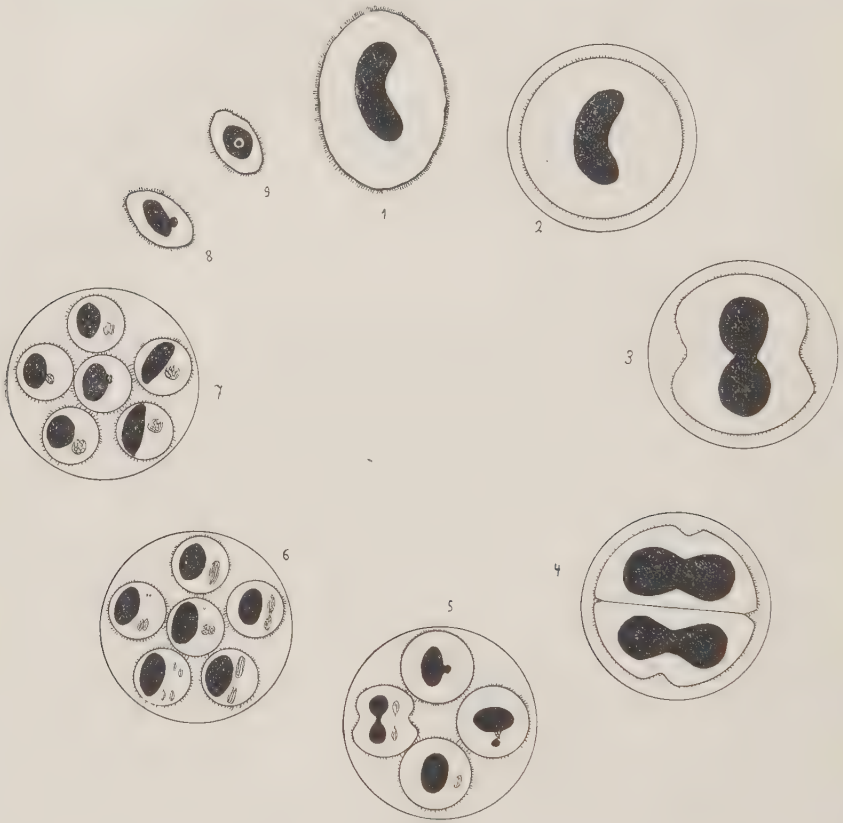

Fig. A.

des vom Wirte abgewanderten Infusors dar. Fig. 3 gibt eine Teilung vor dem Auftreten des Micronucleus wieder. Fig. 4 eine weitere der gleichen Art. Fig. 5 soll ein Bild von dem Verlauf der ersten Abschnürung, der Umbildung des abgeschnürten Körpers zum Nebenkern und der Teilnahme desselben an den folgenden Teilungen geben. Daß alle diese Prozesse innerhalb einer Cyste zu finden sind, kommt in der Natur wohl kaum vor; die Darstellung ist nur der Übersichtlichkeit halber gewählt worden. In Fig. 6 finden wir die Richtungskörperbildung und die Befruchtung wiedergegeben.

Fig. 7 zeigt die Sprößlinge mit dem Syncaryon und Fig. 8 einen der Cyste entschlüpften jungen *Ichthyophthirius*, der noch den Micronucleus aufweist. In Fig. 9 sieht man den Nebenkern im Macronucleus liegen.

In diesem Schema sind die besprochenen mannigfaltigen Modifikationen unberücksichtigt gelassen, z. B. die metagamen Teilungen in der Cyste. Ebenso haben die freien Teilungen, d. h. die ohne Cystenbildung eintretenden, keine Berücksichtigung gefunden, da ich ihnen keine prinzipielle Bedeutung beimesse.

Allgemeiner Teil.

Der Entwicklungscyclus des *Ichthyophthirius* bietet eine Reihe wesentlicher Abweichungen von dem anderer Infusorien. Zunächst fällt auf, daß die Vermehrung ähnlich wie bei Rhizopoden innerhalb einer Cyste stattfindet. Aber auch die Entstehung des Micronucleus, die eigentümlichen häufigen Abschnürungen vom Hauptkern, die Autogamie und die metagamen Vorgänge überraschen sehr und fordern zu Erklärungsversuchen heraus.

Überblickt man den ganzen Entwicklungscyclus, so liegt es nahe, die Vermehrung innerhalb einer Cyste in Zusammenhang mit der parasitären Lebensweise des Infusors zu bringen. Die altbekannte Erscheinung, daß die Gefahr des Aussterbens einer parasitischen Art durch eine sicher zum Ziele führende Fortpflanzungsmethode ausgeglichen wird, tritt auch hier wieder hervor. Zweifellos wäre eine Vermehrung durch Teilungen außerhalb einer Cyste und eine Conjugation zwischen frei im Wasser schwimmenden Individuen unsicherer, als die Fortpflanzung in der Cyste. Es wäre zwar denkbar, daß auch in der Epidermis des Wirtes günstige Bedingungen für die Fortpflanzung vorlägen. Die Befunde scheinen jedoch dagegen zu sprechen.

Die Tatsache, daß in der Fischepidermis keine Fortpflanzungsprozesse stattfinden, ließe sich mit Hilfe der R. Hertwig'schen Auffassung von der Natur der Vermehrungsvorgänge, insbesondere der geschlechtlichen, erklären. Den geschlechtlichen Vorgängen gehen nach R. Hertwig Hungerteilungen voraus. Die Teilungen des *Ichthyophthirius* innerhalb der Cyste könnte man als Hungerteilungen auffassen. Daß aber die Hungerteilungen nicht zustande kommen können, solange das Infusor schmarotzt, bedarf keiner Erklärung.

Bei dieser Betrachtung ist festzuhalten, daß die wenigen beobachteten Teilungen auf dem Fisch nicht innerhalb der vom Epithel ausgeschiedenen Bläschen stattfanden.

Die Entwicklungsweise des Micronucleus hat Neresheimer als eine Art Sporetienbildung im Sinne der Schaudinn-Goldschmidt-schen Theorie vom Dualismus der Kernsubstanzen gedeutet. Nach seiner Auffassung ist die Abschnürung des Micronucleus vom Macronucleus nichts anderes als die Absonderung der propagatorischen von der somatischen Substanz. Der Micronucleus des *Ichthyophthirius* scheint Neresheimer „das natürliche Bindeglied" zwischen den „Sporetien" mancher Protozoen (Amöben, Foraminiferen, Mastigamöben, *Opalina*) und „dem dauernd vom Hauptkern getrennten Nebenkern der typischen Ciliaten" zu sein.

Es fragt sich nun, ob diese Auffassung aufrecht erhalten werden kann, wenn man die Wiederholungen der Abschnürungen in Betracht zieht. Für den auf dem Boden der genannten Theorie Stehenden ergibt sich die Alternative, in den späteren, nicht mehr zu Micronucleen werdenden Abschnürungen entweder somatische „Chromidien", d. h. vegetative Körper, die mit der Geschlechtsfunktion nichts zu tun haben, oder „Sporetien", propagatorische Chromidien, zu sehen. Bestätigt sich, daß die zweite Abschnürung auch zum Micronucleus werden kann, so könnte man vielleicht schließen, daß die späteren Abschnürungen von den ersten nicht absolut verschieden seien, sondern rudimentär gewordene Micronucleen darstellten.

Diese Betrachtungsweise führt zu einem Vergleich mit den von Lebedew beschriebenen Verhältnissen bei *Trachelocerca phoenicopterus* Cohn. Bei diesem primitiven holotrichen Infusor entsteht durch Auflösung des einzigen Kernes eine große Anzahl kleiner Kerne, von denen sich viele micronucleusartige Gebilde herleiten. Von diesen gehen alle zugrunde außer einem einzigen, der bei der Conjugation in Funktion tritt.

Die Ähnlichkeit zwischen *Trachelocerca* und *Ichthyophthirius* besteht darin, daß beide zeitweise nur einen Kern haben, daß sich von diesem aus eine größere Zahl micronucleusartiger Körper bilden, von denen aber nur einer ganz dem Nebenkern der typischen Infusorien entspricht.

Dieser Vergleich ist die Erweiterung eines anderen, den Lebedew auf Grund der Neresheimer'schen Arbeit anstellte. Er wies darauf hin, daß beide Arten nicht immer einen Micronucleus haben und daß man die Micronucleusbildung bei *Trachelocerca* als Vorstufe zu der Entwicklung des Nebenkernes aus einer Macronucleusabschnürung.

wie wir sie bei *Ichthyophthirius* finden, auffassen kann. Der Autor kam zu dem Schluß, daß *Ichthyophthirius* hinsichtlich der Kernverhältnisse eine Mittelstellung zwischen *Trachelocerca* und den typischen Infusorien einnehme, d. h. daß die Micronucleusentstehung bei *Ichthyophthirius* von *Trachelocerca* zu den typischen Infusorien überleite. Diese Erklärung scheint mir sehr einleuchtend: Während *Trachelocerca* bei Beginn der schließlich zur Befruchtung führenden Prozesse den Hauptkern verliert, sehen wir diesen bei *Ichthyophthirius* noch, während der Micronucleus in Funktion tritt. Daß er sogar darüber hinaus erhalten bleibt, sei an dieser Stelle außer Betracht gelassen.

Auf der anderen Seite aber bildet, wie Lebedew im Anschluß an die Gedankengänge von Hartog, Lühe und Goldschmidt ausführt, *Trachelocerca* ein Bindeglied zwischen den Fortpflanzungserscheinungen bei den primitiven Protozoen wie den Rhizopoden (und *Opalina*) und *Ichthyophthirius* (und den typischen Infusorien). In vielen Beziehungen erinnere der Lebenscyclus von *Trachelocerca* stark an den primitiver Protozoen. So erhalten wir nach Lebedew eine Reihe: Rhizopoden—*Trachelocerca*—*Ichthyophthirius*—typische Infusorien, die uns ein Bild von der phylogenetischen Entwicklung des typischen Infusorienmicronucleus geben kann.

Bei dem Vergleich des Cyclus von *Trachelocerca* mit dem der Rhizopoden stellte Lebedew die Bildung der Geschlechtskerne bei *Trachelocerca* mit der Sporogonie der Rhizopoden in Parallele. Der Autor ging dabei von der Hypothese aus, daß allgemein die Micronucleusbildung der Infusorien mit der Gametenbildung der anderen Protozoen vergleichbar sei.

Die Anwendung dieser Hypothese, welche Hartog, Lühe und Goldschmidt unabhängig voneinander aufstellten, auf die Verhältnisse bei *Trachelocerca* hat etwas sehr Bestechendes. Wir wollen versuchen, den Vergleich bei dem Entwicklungskreis von *Ichthyophthirius* durchzuführen. Um die Frage nicht allzu kompliziert erscheinen zu lassen, sei die Autogamie an dieser Stelle nicht berücksichtigt, sondern angenommen, daß wir es mit einer Conjugation zu tun hätten.

Nach jener Theorie entsprächen die Micronucleusteilungen des *Ichthyophthirius*, welche zur Bildung der Geschlechtskerne führen, den gametenbildenden Teilungen der Rhizopoden. Die Sprößlinge in den Cysten wären den Gamonten homolog. Die Teilungen des Infusors in die Sprößlinge (innerhalb der Cyste) wären demnach gamontenbildende, also ungeschlechtliche Teilungen.

Anders beurteilte Popoff, der die Neresheimer'sche Arbeit damals noch nicht gekannt zu haben scheint, die Vorgänge in der Cyste. Dieser Autor sieht die Teilungen, durch welche die Sprößlinge erzeugt werden, als geschlechtliche, die Sprößlinge als Gameten an. Die Art, wie der *Ichthyophthirius*-Sprößling die Geschlechtskerne erzeugt, scheint mir nicht gerade dafür zu sprechen, daß wir in ihm einen Gameten sehen dürfen. Jedenfalls müßte man dann die Micronucleusentstehung und besonders die späteren Abschnürungen nicht als primitive Vorgänge im Vergleich zu den Verhältnissen der typischen Infusorien, sondern als eine komplizierte Weiterbildung auffassen. Wir würden dann wohl auch die Vorstellung, daß die späteren Abschnürungen rudimentäre Micronucleen seien, fallen lassen und eine andere Deutung suchen müssen.

Eine Möglichkeit wäre, die vielfachen Abschnürungen von Kernmasse als regulatorischen Vorgang im Sinne der R. Hertwig'schen Kernplasmarelationstheorie anzusehen. Bei den Teilungen in der Cyste verschiebt sich vielleicht das Verhältnis von Kern zu Plasma zugunsten des Kernes, so daß die Abgabe von Kernmasse an das Plasma — die späteren Abschnürungen werden resorbiert — ausgleichend wirkt.

Es scheint mir aber auch nicht ausgeschlossen, daß die Abschnürungen vom Macronucleus mit der Tatsache, daß man den Hauptkern nie völlig zerfallen sieht, in Zusammenhang zu bringen sind. Die späteren Abschnürungen beständen demnach nicht aus propagatorischem, sondern aus somatischem Chromatin. Man hätte sich ungefähr vorzustellen, daß nach anfänglicher Abgabe der propagativen Substanz somatische ausgeschieden würde, deren charakteristische Eigenschaft die ist, daß sie funktionslos wird und im Plasma verschwindet; der restierende Macronucleus aber, in den der Micronucleus einwandert, bleibe nur scheinbar bestehen, seine Substanz werde durch den Micronucleus verjüngt.

In ähnlichem Sinne hat Neresheimer die Einwanderung des Micronucleus in den Macronucleus gedeutet. Er nimmt an, daß „die Substanz des Großkernes allmählich durch Verbrauch zugrunde gehe und durch die Substanz des scheinbar spurlos in ihm verschwundenen Syncaryons ersetzt werden dürfte".

Bezüglich der Autogamie habe ich den Ausführungen im speziellen Kapitel nicht viel zuzufügen. Es fällt auf, daß hier wiederum eine Autogamie bei einem Parasiten festgestellt ist. Die Umstände deuten darauf hin, daß die Selbstbefruchtung eine Neuerwerbung ist, die

sich im Anschluß an die parasitäre Lebensweise entwickelt hat. Damit wird Hartmann's Auffassung, daß die Autogamie aus der Heterogamie hervorgegangen sei, auch in diesem Falle bestätigt.

Literaturverzeichnis.

Bütschli, O. (1876): Studien über die ersten Entwicklungsvorgänge der Eizelle, die Zellteilung und die Conjugation der Infusorien. in: Abhandl. d. Senckenb. naturf. Ges. V, 10.

— (1883): Protozoa. Abt. III. Infusoria und System der Radiolarien. in: Bronn's Kl. u. Ordn. d. Tierreichs. Leipzig 1887—1889.

Clevisch, A. (1904): Über die Bildung des Micronucleus bei Ichthyophthirius multifiliis (Fouquet). Dissertation Bern.

Doflein, F. (1901): Die Protozoen als Parasiten und Krankheitserreger. Jena.

Fouquet, D. (1876): Notes sur une espèce d'infusoires parasites des poissons d'eau douce. Arch. de Zool. expér. V.

Hartog (1891): Some problems of Reproduction, etc. Quaterly Journal of Microscopic Science. Dec. 1891. (Vol. XXXIII.)

Hilgendorf, F. und Paulicki, A. (1869): Infusionstierchen als Hautparasiten bei Süßwasserfischen. Centralbl. f. d. med. Wissensch. Bd. 7.

Hofer, B. (1904): Handbuch der Fischkrankheiten. München.

Kerbert, C. (1884): Chromatophagus parasiticus nov. gen. et nov. spec. „Nederlandsch tijdschr. v. de dierkunde", Jaarg. V, 1.

Lebedew, W. (1908): Über Trachelocerca phoenicopterus Cohn. Arch. f. Protistenk. XIII, 1.

Neresheimer, E. (1907): Zur Fortpflanzung eines parasitischen Infusors (Ichthyophthirius). Sitz.-Ber. d. Ges. f. Morph. u. Phys. in München Bd. XXIII, 2.

— (1908): Der Zeugungskreis des Ichthyophthirius. Ber. d. k. k. biol. Versuchsstation in München Bd. I. Stuttgart.

Popoff, M. (1908): Die Gametenbildung und die Conjugation von Carchesium polypinum. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LXXXIX, 3.

Prowazek, S. v. (1909): Leucophris patula. Memorias do instituto Oswaldo Cruz Bd. I.

Roth, W. (1908): Beiträge zur Kenntnis des Ichthyophthirius multifiliis Fouquet. Blätter f. Aquarien- u. Terrarienkunde Bd. XIX p. 47—50. Stuttgart 1908.

Stiles, C. (1894): Report on a parasitic protozoan observed on fish in the aquarium. House miscellan. documents. 2d Sess. 53d long. 1893—94 Vol. 20. Bull. of the U. S. Fish Commission Vol. XIII 1893.

Zacharias, O. (1893): Über eine Ichthyophthirius-Art aus den Aquarien der biologischen Station zu Plön. Festschrift zum 70. Geburtstag Leuckart's. Leipzig 1892.

Zernecke, E. (1897): Leitfaden f. Aquarien- u. Terrarienfreunde. I. Aufl. Berlin 1897.

Lebenslauf.

Ich, Alfred L. Buschkiel, prot. Konfession, wurde geboren am 11. September 1885 in Berlin als Sohn des Kaufmanns Franz Buschkiel und seiner Ehefrau Anna geb. Mouton. Ich besuchte die Vorschule des Gymnasiums zu Steglitz, das Bismarck-Gymnasium zu Dt. Wilmersdorf und das großherzogl. badische Gymnasium zu Freiburg i. B. Das Zeugnis der Reife erwarb ich als Extraneer am großherzogl. Gymnasium zu Bruchsal im Jahre 1905. Vom Wintersemester 1905/06 ab studierte ich an den Universitäten zu Freiburg i. B. und München (Phil. II. Sekt.). Hauptsächlich widmete ich mich dem Studium der Zoologie, Chemie und Botanik. Die letzten 5 Semester arbeitete ich ganztägig im zoologischen Institut der Universität München.

Lippert & Co. (G. Pätz'sche Buchdr.), Naumburg a/S.

Lippert & Co. (G. Pätz'sche Buchdr.), Naumburg a. S.